ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 77

6

ИЮНЬ

„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1992

УДК 581.821.1 : 582.677
© 1992

М. А. Баранова

ЭПИДЕРМАЛЬНЫЕ СТРУКТУРЫ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ *AUSTROBAILEYACEAE*

M. A. BARANOVA. THE EPIDERMAL STRUCTURES AND SYSTEMATIC POSITION OF THE *AUSTROBAILEYACEAE*

Изучены эпидермальные структуры *Austrobaileya scandens*. Помимо аномоцитных и парацитных устьиц, описанных ранее для *Austrobaileya*, обнаружены латероцитные устьица. Проведено сравнение *Austrobaileya* с рядом сближаемых семейств на основании стоматографических признаков. Поддерживается точка зрения о связях *Austrobaileya* с *Monimiaceae*. Кроме того, стоматографические данные указывают на родственные связи *Austrobaileya* с *Schisandraceae*.

Стоматографическое исследование рода *Austrobaileya*, составляющего монотипное сем. *Austrobaileyaceae*, является частью проводимого нами изучения эпидермальной анатомии архаичных цветковых растений. *Austrobaileya* характеризуется рядом крайне примитивных признаков (флоэма с вытянутыми, частично перекрывающими друг друга ситовидными элементами, несколько напоминающими ситовидные клетки голосеменных (Behnke, 1986a; Cronquist, 1988), спиральное расположение частей цветка, лентовидные тычинки, монокольпатные пыльцевые зерна) и занимает место среди древнейших *Magnoliidae* (Takhtajan, 1980; Cronquist, 1981, 1988; Тахтаджян, 1987). P. Endress (1980 : 430) считает сем. *Austrobaileyaceae* «одним из наиболее заметных живых ископаемых среди покрытосеменных». Именно поэтому всестороннее изучение *Austrobaileya* представляет значительный интерес для выяснения проблем морфологической эволюции цветковых растений, особенно их происхождения и ранней дифференциации. Как заметил I. Bailey (1949 : 65): «Each botanical discipline: Taxonomy, Paleobotany, Phytogeography, Cytology, Embryology, Anatomy, Developmental morphology, Genetics etc., has important contributions to make in the ultimate solution of various aspects of the great central mysteries, but limitations of each field of research in the solution of specific problems of phylogeny and relationship should be clearly visualized and freely admitted». Сам Bailey внес значительный вклад в изучение морфологии как вегетативных, так и репродуктивных органов *Austrobaileya* (Bailey, Swamy, 1949). Данные, полученные Bailey и его соавтором, указывают на тесные связи *Austrobaileyaceae* с *Monimiaceae* (*Laurales*). Это не удивительно: в своей работе Bailey и Swamy приводят слова C. White, представившего первое описание рода *Austrobaileya*: «Образцы частей древесины были исследованы в Jodrell-лаборатории д-ром Metcalfe, и, исходя из структуры цветка и анатомии, можно думать, что, вне всякого сомнения, это растение представляет новое семейство, родственное *Monimiaceae*» (Bailey, Swamy, 1949 : 211). Эту точку зрения разделяли и другие авторы (Money, 1949; Агабабян, 1973; Metcalfe, 1987), и традиционно сем. *Austrobaileyaceae* рассматривалось в пределах *Laurales* (Тахтаджян, 1966; Thorne, 1976; Dahlgren, 1977; Takhtajan, 1980).

Однако A. Cronquist, подчеркивая в 1968 и 1981 г. изолированное положение сем. *Austrobaileyaceae*, в 1988 г. отнес его к *Magnoliales*.

Исследование репродуктивных структур *Austrobaileya*, проведенное Endress, привело его к заключению, что Bailey и Swamy переоценили значение вегетативных признаков, когда отмечали тесные связи *Austrobaileya* с *Monimiaceae*. «Цветки и плоды, — пишет Endress (1980 : 428), — определенно подчеркивают изолированное положение семейства среди древесных *Ranales*, но в то же самое время они указывают на более тесную связь с семействами магнолиевых, а не лавровых, главным образом с *Annonaceae*. Однако, его определенно не следует включать в *Annonaceae*».

Исходя из особенностей ситовидных элементов, H.-D. Behnke (1986b) считает возможным поместить *Austrobaileya* или вблизи *Myristicaceae* и *Winteraceae* в пределах *Magnoliales—Annonales* и не столь далеко от *Schisandraceae*, или рядом с *Monimiaceae* в порядке *Laurales*, или совершенно отдельно.

А. Л. Тахтаджян (1987), отмечая изолированное положение, которое занимает сем. *Austrobaileyaceae* по совокупности своих вегетативных и репродуктивных признаков, выделяет его в самостоятельный порядок *Austrobaileyales*.

Таким образом, положение *Austrobaileyaceae* в пределах *Magnoliidae*, как и его взаимосвязи с различными группами растений, не является вполне определенным: предваряя свое исследование репродуктивных органов *Austrobaileya*, Endress (1980 : 393) характеризует «*Austrobaileyaceae* как одно из наиболее систематически изолированных и ботанически наименее известных семейств среди существующих примитивных покрытосеменных». Стоматографические признаки могут оказаться весьма полезными для выяснения этих вопросов: как известно, таксономическая ценность стоматографических признаков у многих семейств является весьма значительной (Stace, 1965, 1966; Baranova, 1972; Baranova in: Leroy, 1978; Den Hartog, Baas, 1978; Baas et al., 1982; Wilkinson, 1983; Kvaček, Walther, 1984).

Материал и методы исследования

Листья *Austrobaileya scandens* Baill. были собраны в Ботаническом саду Массачусетского университета (США) Тахтаджяном, любезно предоставившим их мне для исследования. Были изучены также некоторые представители сем. *Monimiaceae*: *Kibara cuspidata* Blume, *Mollinedia engleriana* Perkins, *Macropeplus ligustrinus* Perkins, *Palmeria scandens* F. Muell., *Palmeria* sp., *Peumus boldus* Molina, *Tambourissa comorensis* Lorence; сем. *Schisandraceae*: *Kadsura apoensis* Elm., *K. heteroclita* (Roxb.) Craib, *K. japonica* (L.) Dunal, *K. scandens* (Blume) Blume, *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill., *S. propinqua* Hook. f. et Thoms.; сем. *Illiciaceae*: *Illicium anisatim* L., *I. griffithii* Hook. f. et Thoms., *I. henryi* Diels. Для изучения этих видов использовали материал из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

Для приготовления стоматографических препаратов применяли традиционный метод мацерации. Мацерирующей жидкостью была смесь равных объемов 10%-й хромовой и концентрированной азотной кислот, предложенная C. Stace (1965), или раствор Шульце (концентрированная азотная кислота с добавлением небольшого количества бертолетовой соли $KClO_3$). Материал для изучения брали из средней части пластинки листа между средней жилкой и краем. Полученные кутикулярные мембраны после соответствующей обработки окрашивались раствором судана IV в 70%-м спирте или сафранином и заключались в глицерин с желатиной. Одновременно неокрашенные кутикулярные мембраны наклеивались на столики для изучения их с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). Для *Austrobaileya scandens* были сделаны 4 препарата из различных частей листа, чтобы выяснить изменчивость эпидермальных структур. Никаких существенных различий обнаружено не было, что позволяет сделать заключение, что стоматографические признаки постоянны в пределах вида.

К истории исследования

Первой и наиболее значительной публикацией, содержащей сведения об эпидермальных структурах *Austrobaileya*, является статья Bailey и Swamy (1949). По наблюдениям этих авторов, организация устьичного аппарата *Austrobaileya* соответствует «синдетохейльному» или «гаплохейльному» типу. В соответствии с существовавшей в то время терминологией Bailey и Swamy использовали термины, предложенные Р. Флорином (1933), для обозначения 2 типов развития устьиц у голосеменных (только год спустя была опубликована широко известная классификация устьиц C. R. Metcalfe и L. Chalk (1950)). Bailey и Swamy понимали неудовлетворительность этих терминов в применении к устьицам цветковых растений[1] и поэтому определяли устьица *Austrobaileya* как «syndetocheilic appearing» (с побочными клетками, расположенными параллельно замыкающим клеткам) и «haplocheilic appearing» (окруженные обычными клетками эпидермы). Кроме того, Bailey и Swamy отмечали, что многие устьица *Austrobaileya*, как и устьица *Monimiaceae* (Money, 1949), являются переходными или промежуточными между синдетохейльными и гаплохейльными. Однако они не конкретизировали расположение побочных клеток у этих переходных устьиц. Сама же L. Money (1949) охарактеризовала устьица *Austrobaileya* как окруженные обычными эпидермальными клетками. В то же время устьица многих *Monimiaceae*, по ее данным (Money et al., 1950), являются переходными или промежуточными между синдетохейльными и гаплохейльными.

Metcalfe и Chalk (1950) в своей обширной сводке по анатомии вегетативных органов двудольных дали краткую характеристику устьиц *Austrobaileya* как лишенных побочных клеток (аномоцитный тип). Примечательно, что эти авторы рассматривали *Austrobaileya* в пределах *Schisandraceae*, а для этого семейства они указали «особый тип» устьиц (special type). К нему были отнесены типы устьичного аппарата, которые не соответствовали ни одному из известных в то время типов устьиц.

Как впоследствии выяснилось, Metcalfe и Chalk под особым типом у *Schisandraceae*, очевидно, имели в виду латероцитные устьица, часто встречающиеся у *Schisandra* и *Kadsura* (Баранова, 1981; Baranova, 1983) и установленные в качестве типа лишь в 1978 г. (Den Hartog, Baas, 1978). Настоящее исследование показало, что особый тип устьиц у *Austrobaileya* представляет собой тот же латероцитный тип. Именно латероцитная организация многих устьиц *Austrobaileya* определяет то своеобразие, которое заключается в данной им Bailey и Swamy (1949) характеристике как промежуточных между синдетохейльными и гаплохейльными.

Во 2-м издании «Анатомии двудольных» для *Austrobaileya* приводятся парацитные и аномоцитные устьица (Metcalfe, 1987).

Результаты исследования

Austrobaileyaceae

Austrobaileya scandens

(рис. 1; табл. I, *1*; II, *1*; III, 2)

Кутикула толстая, с глубокими бороздами, представляющими собой чередование желобков и гребней (Stace, 1965), располагающихся на всех клетках эпидермы, в том числе и на клетках, окружающих устьица. Клетки эпидермы

---

[1] «Классифицировать устьица родов двудольных как гаплохейльные или синдетохейльные, особенно при обсуждении предполагаемых связей между покрытосеменными и голосеменными, является в настоящее время преждевременным и, вероятно, ошибочным», — указывали Bailey и Nast (1945 : 148) в работе, посвященной морфологии и связям *Trochodendron* и *Tetracentron*.

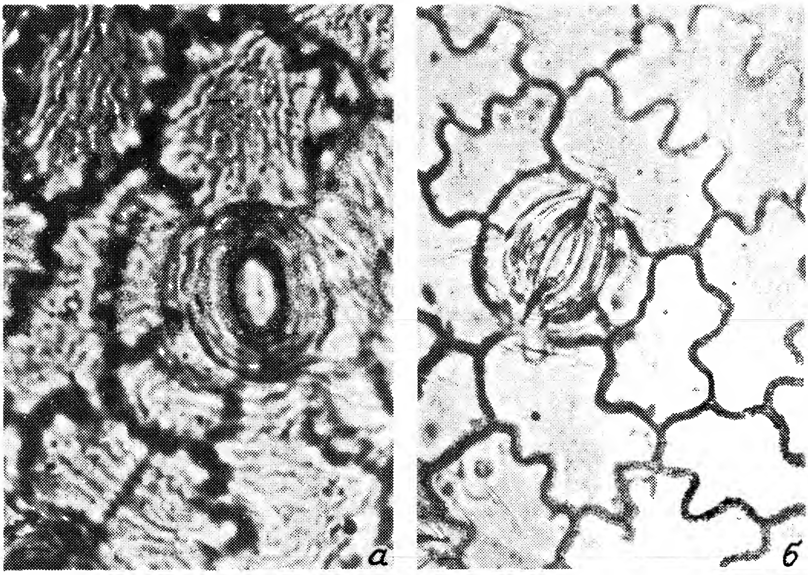


Рис. 1. Латероцитный устьичный аппарат, бороздчатая кутикулярная поверхность (×400).
а — *Austrobaileya scandens*; *б* — *Kadsura japonica*.

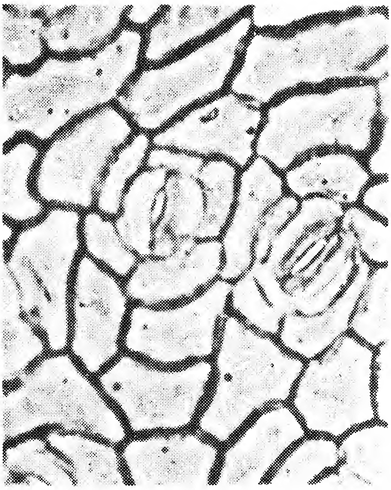
неправильной формы, с более или менее волнистыми стенками. На внешних стенках эпидермальных клеток наблюдаются поры.

Устьица крупные, 45—63 × 48—54 мкм, большей частью с овальными замыкающими клетками, располагаются беспорядочно на нижней эпидерме. По некоторым наблюдениям (Metcalfe, 1987), отдельные устьица встречаются на верхней эпидерме, хотя данными Bailey и Swamy (1949), Money (1949), как и моими наблюдениями, это не подтверждается. Устьица аномоцитные, латероцитные, реже парацитные. У латероцитных устьиц побочные клетки располагаются следующим образом: по 2 с каждой стороны замыкающих клеток (2 + + 2); 2 — с одной стороны и 3 — с другой (2 + 3); по 3 с каждой стороны замыкающих клеток (3 + 3). Иногда латероцитные устьица дициклические. Замыкающие клетки находятся на одном уровне с окружающими их клетками или слегка перекрывают их. Стенки побочных клеток прямые или волнистые. Характерны массивный внешний устьичный выступ и перистоматическое кольцо. Хорошо выражены Т-образные утолщения на устьичных полюсах. Поровые стенки замыкающих клеток заметно кутинизированы. Как отметили Bailey и Swamy (1949), кутиновый слой распространяется внутрь вдоль поверхности замыкающих клеток, образуя 2 массивные кутикулярные пластины, располагающиеся под клетками.

В отличие от Money (1949), которая прослеживает корреляцию между типом устьиц и степенью кутикуляризации замыкающих клеток у *Monimiaceae* (она считает, что парацитному типу устьиц соответствует значительная степень кутикуляризации: слой кутина, распространяющегося с поверхности замыкающих клеток внутрь, непрерывный, поровые стенки замыкающих клеток, таким образом, являются заметно кутинизированными, а у аномоцитных устьиц кутиновый слой прерывается и стенки замыкающих клеток не кутинизированы), такой корреляции у *Austrobaileya* не наблюдается: в случае как парацитных, так и аномоцитных и латероцитных устьиц поровые стенки замыкающих клеток кутинизированы.

На нижней эпидерме присутствуют секреторные масляные клетки, имеющие округлый до полигонального контур, с радиально расходящимися от них бороздами

Рис. 2. Энциклоцитные устьица *Palmeria scandens* (×400).



(табл. III, *2*). Секреторные клетки этого типа G. Upchurch (1984) называет «radiostriate» — «радиально-бороздчатые». Уточняя микроскопический узор внешней поверхности кутикулы, имеющий таксономическое значение (Stace, 1965), следует отметить, что для *Austrobaileya* характерен так называемый «стриатный» (striate), или бороздчатый, тип кутикулярной скульптуры, по классификации D. Dilcher (1974) и W. Barthlott (1990). Борозды располагаются по всем клеткам эпидермы, не имея особой ориентации. Вблизи устьиц некоторые борозды радиально расходятся от них, другие концентрически ориентированы относительно замыкающих клеток. На полярных клетках, прилегающих к устьичным полюсам, но не являющихся специализированными, борозды располагаются параллельно длинной оси устьичной щели или перпендикулярно ей. Гиподерма отсутствует, что находится в соответствии с более ранними наблюдениями (Bailey, Swamy, 1949; Money, 1949).

Принимая во внимание наличие обширного анатомического исследования листа (включая эпидермальные структуры) и других органов *Monimiaceae* (Money, 1949), я ограничилась изучением лишь нескольких видов *Monimiaceae*, представляющих разные подсемейства и трибы.

Monimiaceae

Monimioideae

Monimieae

Palmeria scandens

(рис. 2)

Клетки эпидермы неправильной формы, с несколько изогнутыми стенками, кутикулярная поверхность гладкая. На внешних стенках эпидермальных клеток многочисленные поры.

Устьица 33—39 × 24—30 мкм, располагаются беспорядочно на нижней эпидерме. Расположение побочных клеток разнообразное. Наиболее часто встречаются латероцитные устьица, у которых побочные клетки располагаются так: 1 — с одной стороны замыкающих клеток и 2 — с другой (1 + 2); по 2 с каждой стороны (2 + 2); 2 — с одной стороны и 3 — с другой (2 + 3). Также наблюдаются энциклоцитные, не полностью энциклоцитные, тетрацитные, ставроцитные и парацитные устьица. Нередки устьица тетраэнциклоцитные и ставроэнциклоцитные. Аномоцитные устьица отсутствуют. Очевидно, при отсутствии упомянутых категорий устьичного аппарата (кроме парацитного типа) все перечисленное разнообразие расположения побочных клеток рассматривалось предыдущими авторами (Money, 1949) как аномоцитный тип (вернее, сообщалось, что замыкающие клетки устьиц окружены обычными эпидермальными клетками). Замыкающие клетки, как правило, располагаются над побочными и частично их перекрывают: часто заметны только узкие части побочных клеток. Внешние устьичные выступы незначительные, перистоматическое кольцо отсутствует.

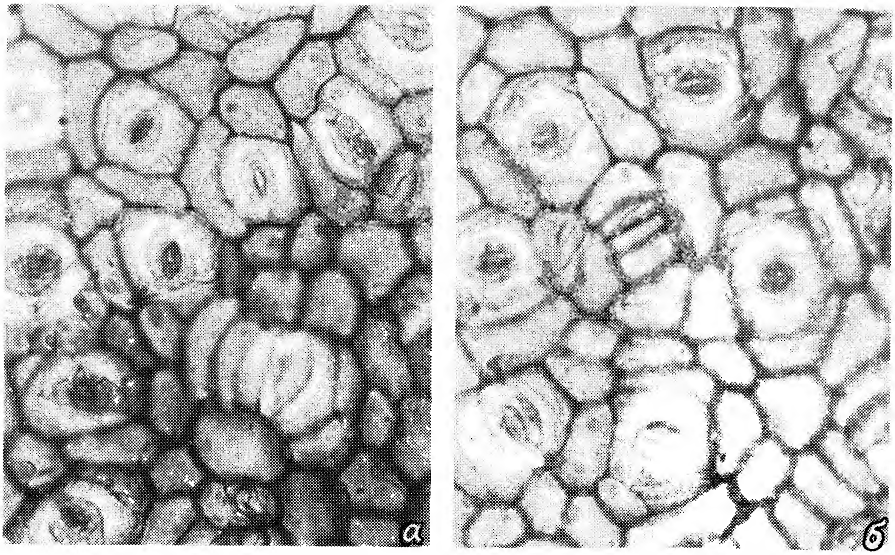


Рис. 3. Парацитные устьица (×400).

а — Kibara cuspidata; *б — Macropeplus ligustrinus*.

Palmeria sp.
(табл. IV, *1*)

Клетки эпидермы неправильной формы, с незначительно изогнутыми стенками. Кутикулярная поверхность гладкая. На внешних стенках эпидермальных клеток наблюдаются поры, но не столь многочисленные, как у *P. scandens*.

Устьица 39—48 × 30—36 мкм, располагаются беспорядочно на нижней эпидерме, наиболее часто энциклоцитные, не полностью энциклоцитные, тетраэнциклоцитные, реже латероцитные. У латероцитных устьиц побочные клетки располагаются следующим образом: 1 — с одной стороны замыкающих клеток и 2 — с другой (1 + 2) или по 2 с каждой стороны (2 + 2). Замыкающие клетки располагаются над побочными и закрывают бóльшую их часть, так что заметны только узкие части побочных клеток. Внешние устьичные выступы образуют широко овальный или вытянутый в форме эллипса ободок вокруг устьичной щели. Перистоматическое кольцо отсутствует.

Tambourissa comorensis

Клетки эпидермы полигональные, с прямыми или несколько изогнутыми стенками. Кутикулярная поверхность гладкая.

Устьица 30—33 × 15—18 мкм, всегда парацитные, располагаются беспорядочно на нижней эпидерме. Внешние устьичные выступы образуют ободок, вытянутый в форме эллипса вокруг устьичной щели.

Mollinedieae

Mollinedia engleriana
(табл. IV, *2*)

Клетки эпидермы неправильной формы, с незначительно изогнутыми стенками. Кутикулярная поверхность гладкая.

Устьица 45—48 × 36—39 мкм, располагаются беспорядочно на нижней эпидерме. Устьичный аппарат всегда парацитный. Внешние устьичные выступы образуют веретеновидный ободок вокруг устьичной щели. Перистоматическое кольцо отсутствует.

Macropeplus ligustrinus

(рис. 3, *б*)

Клетки эпидермы полигональные, с прямыми или слегка изогнутыми стенками. Кутикулярная поверхность гладкая.

Устьица 27—36 × 21—24 мкм, всегда парацитные, располагаются беспорядочно на нижней эпидерме. Внешние устьичные выступы образуют утолщенный ободок в форме эллипса.

Kibara cuspidata

(рис. 3, *а*)

Клетки эпидермы полигональные, с прямыми или несколько изогнутыми стенками. Кутикулярная поверхность гладкая.

Устьица 30—36 × 27—30 мкм, всегда парацитные, располагаются беспорядочно на нижней эпидерме. Внешние устьичные выступы образуют овальный утолщенный ободок вокруг устьичной щели.

Peumoideae

Peumus boldus

Клетки эпидермы неправильной формы, с несколько изогнутыми стенками. На внешних стенках эпидермальных клеток наблюдаются поры. Кутикулярная поверхность гладкая.

Устьица 45—51 × 39 мкм, располагаются беспорядочно на нижней эпидерме. Устьичный аппарат обычно латероцитный, реже встречаются не полностью энциклоцитные устьица. По данным Money (1949), у рода *Peumus* встречаются в равной степени как парацитные устьица с 2 побочными клетками, параллельными замыкающим клеткам, так и аномоцитные устьица, окруженные обычными клетками эпидермы. Очевидно, латероцитное и не полностью энциклоцитное расположение побочных клеток рассматривалось Money как аномоцитное. Замыкающие клетки, как правило, располагаются над побочными и частично перекрывают их. У латероцитных устьиц наблюдается несколько вариантов расположения побочных клеток: 1 — с одной стороны замыкающих клеток и 2 — с другой (1 + 2); по 2 с каждой стороны (2 + 2); 2 — с одной стороны и 3 — с другой (2 + 3); по 3 с каждой стороны замыкающих клеток (3 + 3). Внешние устьичные выступы хорошо развиты и образуют утолщенный ободок вокруг устьичной щели. Перистоматическое кольцо отсутствует, как и у других исследованных здесь видов, хотя имеются и наблюдения перистоматического кольца у некоторых представителей *Monimiaceae* (Metcalfe, 1987). На внешних стенках замыкающих клеток многих устьиц по обеим сторонам устьичной апертуры утолщенные пластины, сходные с пластинами, отмеченными ранее у *Magnoliaceae* (Pant, Gupta, 1966; Baranova, 1972) и, как предполагалось, встречающимися у семейств различных порядков подкласса *Magnoliidae* (Баранова, 1990). От замыкающих клеток на побочные радиально расходятся слабо выраженные кутикулярные борозды.

Illiciaceae

Illicium

(рис. 4, 5)

Стоматографическая характеристика *Illicium* основана на исследовании *I. anisatum*, *I. griffithii*, *I. henryi* (рис. 4, 5), а также на изучении рисунков *I. masaogatai* (Makino) A. C. Smith и *I. philippinense* Merr., представленных Bailey и Nast (1948, pl. III, 11; pl. V, 15, 16, 17), и рисунков *I. griffithii*, *I. cambodianum* Hance, *I. evenium* King., *I. simonsii* Maxim. и *I. manipurense* Watt, приводимых H. Rao (1939, рис. 84, 86, 88, 90, 92).

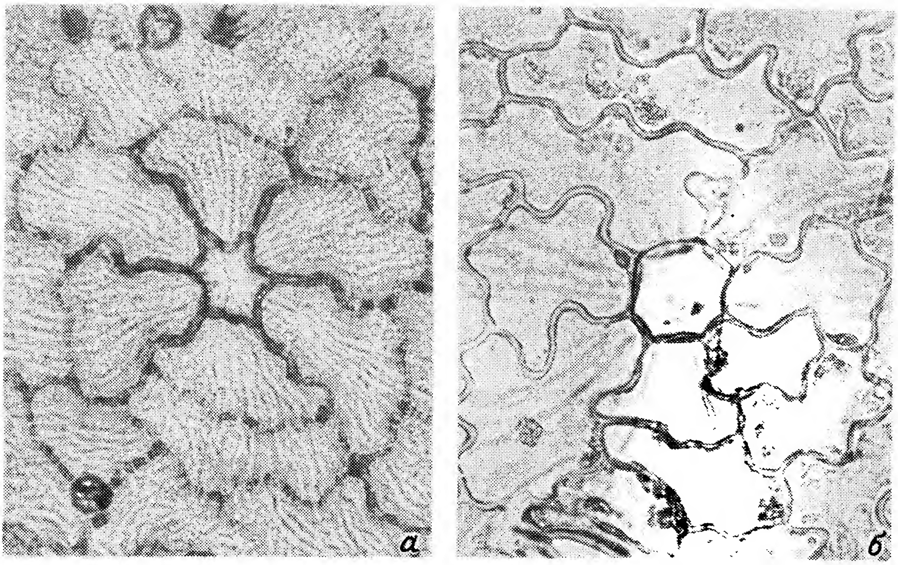


Рис. 4. Радиально-бороздчатая секреторная клетка (×400).
а — *Illicium henryi*; *б* — *Kadsura japonica*.

Кутикула толстая, с многочисленными, более (*I. henryi*) или менее (*I. griffithii*) выраженными бороздами на всех клетках эпидермы, включая и побочные клетки устьичного комплекса. Клетки эпидермы неправильной формы, с изогнутыми или волнистыми стенками.

Устьица 45—60 × 33—42 мкм, располагаются беспорядочно на нижней эпидерме, парацитные, иногда латероцитные, моноциклические, частично или полностью амфициклические. У латероцитных устьиц побочные клетки располагаются так: 1 — с одной стороны замыкающих клеток и 2 — с другой (1 + 2). Стенки побочных клеток изогнутые или волнистые. Замыкающие клетки находятся на одном уровне с окружающими их клетками или частично перекрывают их. Массивный внешний устьичный выступ, перистоматическое кольцо и концентрические борозды вокруг замыкающих клеток создают картину чередующихся кутикулярных утолщений. Из-за изменчивости в толщине и форме ободка, образуемого внешними устьичными выступами, внешняя апертура, или вестибюль, также меняет форму от эллиптической до более или менее прямоугольной.

Особое своеобразие в характеристике этого рода связано с хорошо выраженными массивными Т-образными полярными кутикулярными утолщениями, напоминающими по внешнему виду голову в широкополой шляпе. У *I. henryi* вертикальная расширенная часть этих утолщений напоминает луковицу. Поровые стенки замыкающих клеток кутинизированы. На внешних стенках замыкающих клеток некоторых устьиц (особенно у *I. anisatum*) встречаются утолщенные пластины по обеим сторонам устьичной апертуры.

На нижней эпидерме нередки радиально-бороздчатые секреторные клетки (рис. 4), имеющие полигональный контур и радиально расходящиеся от них борозды. Поверхность кутикулы бороздчатого типа: более (у *I. henryi*) или менее (у *I. griffithii*) хорошо выраженные борозды имеются на всех клетках эпидермы. Около устьиц они располагаются концентрически или расходятся радиально от замыкающих клеток к побочным.

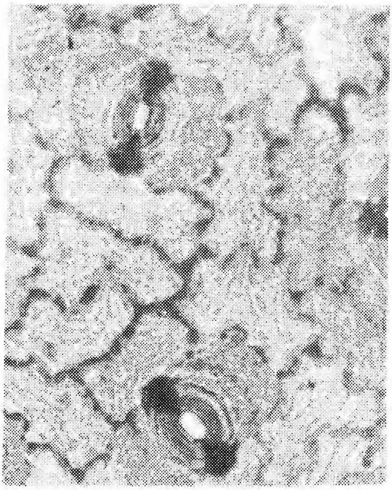


Рис. 5. Парацитные и латероцитные устьица *Illicium henryi* (×400).

Schisandraceae

Kadsura

(рис. 1, 4)

Стоматографическая характеристика *Kadsura* основана на исследовании *K. apoensis*, *K. heteroclita*, *K. japonica*, *K. scandens*, а также на изучении рисунков *K. coccinea* (Lem.) A. C. Smith (Bailey, Nast, 1948, pl. V, 18, 19) и рисунков *K. cauliflora*, *K. heteroclita*, *K. scandens*, *K. lanceolata* King, выполненных Rao (1939, рис. 100, 102, 104, 106).

Кутикула значительно более тонкая, чем у видов *Illicium*, часто (*K. apoensis*, *K. japonica*, *K. lanceolata*) бороздчатого (стриатного) типа. Клетки эпидермы неправильной формы, с изогнутыми или волнистыми стенками.

Устьица 63—69 × 33—39 мкм, располагаются беспорядочно на нижней эпидерме, латероцитные или (реже) парацитные, обычно брахипарацитные, моноциклические или частично, или полностью амфициклические. У латероцитных устьиц побочные клетки располагаются: 1 — с одной стороны замыкающих клеток и 2 — с другой (1 + 2); по 2 с каждой стороны замыкающих клеток (2 + 2); 2 — с одной стороны и 3 — с другой (2 + 3), что соответствует тому разнообразию в расположении побочных клеток, которое отмечалось разными авторами (Rao, 1939; Bailey, Nast, 1948). Часто замыкающие клетки находятся выше побочных и до некоторой степени перекрывают их. Внешние устьичные выступы образуют эллиптический ободок, не столь массивный, как у *Illicium*. На внешней поверхности замыкающих клеток концентрические борозды, как у *Austrobaileya*, располагаются параллельно контурам замыкающих клеток и ободку, образованному внешними устьичными выступами. У некоторых видов имеется перистоматическое кольцо. Т-образные полярные утолщения менее массивны, чем у *Illicium* (особенно выражены их вертикальные части). Поровые стенки замыкающих клеток кутинизированы. На внешних стенках замыкающих клеток некоторых устьиц располагаются утолщенные пластины по обеим сторонам устьичной апертуры.

Радиально-бороздчатые секреторные клетки, имеющие полигональный контур (рис. 4), разбросаны по всей нижней эпидерме.

Борозды располагаются по всем клеткам эпидермы. От замыкающих клеток устьиц борозды радиально расходятся на побочные клетки. На клетках эпидермы, прилегающих к устьичным полюсам, они располагаются параллельно длинной оси устьичной щели или перпендикулярно ей.

Schisandra

(табл. I, *2*; II, *2*; III, *1*)

Стоматографическая характеристика *Schisandra* основана на исследовании *S. chinensis* и *S. propinqua*, а также на изучении рисунков *S. propinqua* *S. axillaris* Hook. f. et Thoms. и *S. elongata* Hook. f. et Thoms., представленных Rao (1939, рис. 94, 96, 98).

Кутикула значительно более тонкая, чем у видов *Illicium*, более или менее выраженного бороздчатого (стриатного) типа. Клетки эпидермы неправильной формы, с изогнутыми или волнистыми стенками.

Устьица 57—66 × 39—48 мкм, располагаются беспорядочно на нижней эпидерме, латероцитные или парацитные (брахипарацитные), часто амфициклические.

У латероцитных устьиц побочные клетки располагаются обычно так: 1 — с одной стороны замыкающих клеток и 2 — с другой (1 + 2); по 2 с каждой стороны замыкающих клеток (2 + 2); реже (у *S. chinensis*) 1 — с одной стороны и 3 — с другой (1 + 3); 2 — с одной стороны и 3 — с другой (2 + 3); а иногда (1 + 4) и (2 + 4). Часто замыкающие клетки находятся над побочными и частично их перекрывают. Внешние устьичные выступы образуют широкоовальный или эллиптический ободок. У некоторых видов на замыкающих клетках имеются концентрические борозды и перистоматическое кольцо (*S. propinqua*). Присутствуют вертикальные части Т-участков. На нижней эпидерме встречаются радиально-бороздчатые секреторные клетки, окруженные радиально ориентированными эпидермальными клетками, образующими розетки (табл. III, *1*).

Борозды, выраженные в большей (у *S. propinqua*) или меньшей (у *S. chinensis*) степени, покрывают все клетки эпидермы. На побочных клетках они располагаются перпендикулярно замыкающим клеткам. На клетках эпидермы, прилегающих к устьичным полюсам, борозды располагаются параллельно длинной оси устьичной щели или перпендикулярно ей.

По стоматографическим признакам *Austrobaileya* проявляет сходство как с *Monimiaceae*, так и с *Schisandraceae*. Для *Austrobaileya* характерно сочетание аномоцитного, латероцитного и парацитного типов устьиц, причем парацитные устьица встречаются значительно реже других. У представителей *Monimiaceae*, по данным Money (1949), на одном листе встречаются устьица, окруженные обычными эпидермальными клетками, — аномоцитные в соответствии с современной терминологией, и устьица с 2 побочными клетками, расположенными параллельно замыкающим клеткам, — парацитные. У одних родов оба типа встречаются в равной степени, у других — преобладающими являются или парацитные (например, *Tambourissa* и *Hennecartia*), или аномоцитные устьица, окруженные обычными клетками эпидермы (например, *Palmeria* и *Monimia*; Money, 1949 : 22). Кроме того, Money (Money et al., 1950) отметила у многих *Monimiaceae* присутствие устьиц, промежуточных между синдетохейльными и гаплохейльными, которые соответствуют, как теперь выяснилось, латероцитному типу. Под аномоцитным она имела в виду разные типы устьиц. которые были выделены впоследствии: во-первых, это — не полностью энциклоцитные устьица, о чем можно судить по схематическому рисунку устьиц *Hortonia*, приведенному Money (1949, pl. 1, 8), на котором видно неполное кольцо побочных клеток, окружающих устьице, к одному из полюсов прилегает обычная эпидермальная клетка. Кроме того, к аномоцитным (или, точнее, к устьицам, окруженным обычными клетками эпидермы) Money относила энциклоцитные, латероцитные и энцикло-тетрацитные устьица, каковыми являются устьица изученных мною видов *Peumus* и *Palmeria* (рис. 2). Для *Peumus* характерны латероцитные и иногда не полностью энциклоцитные устьица, тогда как у *Palmeria* на одном листе встречаются энциклоцитные, не полностью энциклоцитные, латероцитные и энцикло-тетрацитные устьица. Аномоцитные устьица ни у *Peumus*, ни у *Palmeria* мною не наблюдались.

В соответствии с данными, приведенными Money (Money et al., 1950), синдетохейльные устьица, под которыми она подразумевала парацитные устьица, преобладают у *Mollinedieae* и *Siparuneae*, тогда как у *Monimieae* встречаются как синдетохейльные (парацитные), так и гаплохейльные (аномоцитные), причем у *Tambourissa* и *Hennecartia* устьица главным образом парацитного типа, а у *Palmeria* — аномоцитного. У исследованных мною представителей *Mollinedieae* — *Kibara cuspidata, Macropeplus ligustrinus* (рис. 3), *Mollinedia engleriana* (табл. IV, *2*) — устьица исключительно парацитные; парацитные устьица наблюдаются также у некоторых представителей *Monimieae*, например *Tambourissa comorensis*, в то время как у других — *Palmeria scandens* (рис. 2) и *Palmeria* sp. (табл. IV, *1*) — присутствуют латероцитные, энциклоцитные, не полностью энциклоцитные, энцикло-тетрацитные и энцикло-ставроцитные устьица. Аномоцитные устьица не наблюдались ни у одного из исследованных мною видов *Monimiaceae.*

У родов *Atherosperma, Daphnandra, Laurelia* и др., составляющих *Laurelieae* и выделенных Тахтаджяном (1987) в отдельное семейство *Atherospermataceae*, в соответствии с данными Money, Bailey и Swamy (1950), преобладают аномоцитные устьица. Однако на фотографиях *Atherosperma moschata* Labill., *Daphnandra johnsonii* Schodde, *Laurelia sempervirens* (Ruiz u. Pav.) Tul. и *Doryphora sassafras* Endl., приведенных H. Knappe и Ruffle (1975 : 499, taf. 3, fig. 3—6), показано, что устьица этих видов относятся к латероцитному типу, хотя следует отметить, что фотография эпидермы *Doryphora sassafras* не является достаточно четкой. Таким образом, свойственная *Austrobaileya* изменчивость организации устьичного комплекса не полностью соответствует изменчивости устьиц у *Monimiaceae.* Особенно следует подчеркнуть, что в пределах *Monimiaceae* встречаются энциклоцитные, не полностью энциклоцитные, энцикло-тетрацитные и энцикло-ставроцитные устьица (виды *Palmeria*), которые совершенно отсутствуют у *Austrobaileya.* У *Austrobaileya* (рис. 1) полярные клетки не бывают видоизмененными, т. е. побочными; это всегда обычно клетки эпидермы, что является весьма существенным отличием от *Monimiaceae*, у представителей которых полярные клетки могут быть морфологически дифференцированы. На эту же особенность стоматографической характеристики *Austrobaileya* обратил внимание американский палеоботаник Upchurch (1984).

Austrobaileyaceae относится к группе немногих семейств цветковых с наиболее крупными устьицами, у которых длина замыкающих клеток достигает 40 мкм и более (Wilkinson, 1979). *Austrobaileya* выделяется особенно крупными эллиптическими замыкающими клетками, сравниваемыми с такими же по величине и форме замыкающими клетками у *Kadsura* и *Schisandra.* Устьица у некоторых исследованных представителей *Monimiaceae* также достаточно крупные (*Peumus boldus*), но у большинства они значительно мельче, чем у *Austrobaileya.*

Характерные для нижней эпидермы *Austrobaileya* радиально-бороздчатые масляные клетки присутствуют на эпидерме некоторых представителей *Monimiaceae* (например, у *Decarydendron*; Money, 1949), но значительно чаще — в мезофилле многих видов и родов.

Кутикулярная скульптура бороздчатого типа, свойственная *Austrobaileya*, отмечается у немногих представителей *Monimiaceae* (*Doryphora sassafras* Endl.; Metcalfe, 1987 : 109, fig. 31, E, F), тогда как у других наблюдаются лишь слабо выраженные борозды на побочных клетках, расходящиеся под прямым углом от замыкающих клеток (*Peumus boldus*), или гладкая кутикулярная поверхность.

При сравнении эпидермальных структур *Austrobaileya* и *Illiciaceae* прежде всего обращает на себя внимание одинаковая для обоих семейств глубоко-бороздчатая, или, как ее иногда называют у этих групп, гребенчатая (с грубыми гребнеобразными утолщениями), кутикулярная скульптура (Bailey, Nast, 1948; Metcalfe, Chalk, 1950; Behnke, 1986b; Metcalfe, 1987), выраженная у видов *Illicium* в разной степени. Также общим признаком для обоих семейств является присутствие на нижней эпидерме радиально-бороздчатых секреторных клеток, находящихся в центре своеобразных розеток, образованных радиально расположенными клетками эпидермы. От секреторных клеток к клеткам, составляющим розетку, радиально расходятся кутикулярные борозды.

Что же касается столь важного в таксономическом отношении признака, как организация устьичного комплекса, то у *Illicium* не наблюдается свойственной *Austrobaileya* изменчивости расположения окружающих устьица клеток: обычными для *Illicium* являются парацитные устьица (редко встречающиеся у *Austrobaileya*) и лишь иногда наблюдаются латероцитные.

Значительно большее сходство можно отметить между эпидермальными структурами *Austrobaileya* и *Schisandraceae. Schisandra* и *Kadsura* проявляют близкую к *Austrobaileya* изменчивость в организации устьичного аппарата: у обоих родов на одном листе встречаются как парацитные, так и латероцитные устьица. Различные варианты расположения побочных клеток у латероцитных устьиц *Kadsura* и *Schisandra* напоминают расположение побочных клеток у латероцитных устьиц *Austrobaileya.* У *Schisandra* и *Kadsura*, однако, отсутствуют аномоцитные устьица, часто встречающиеся у *Austrobaileya.* Bailey и Nast (1948), отмечая большое разнообразие в расположении клеток, окружающих устьица у *Kadsura* и *Schisandra*, подчеркивают, что это всегда побочные клетки, отличающиеся по форме от обычных клеток эпидермы. Имеющиеся в литературе сведения о присутствии аномоцитных устьиц у *Schisandra* и *Kadsura* (Jalan, 1962; Fryns-Claessens, van Cotthem, 1973) являются ошибочными: категория латероцитного устьичного аппарата была неизвестна в то время, и авторы рассматривали латероцитные устьица как аномоцитные.[2] Представленные S. Jalan схематические рисунки устьиц *Schisandra grandiflora* Hook. f. et Thoms. (Jalan, 1962 : 240, fig. 3) явно свидетельствуют о том, что они относятся к латероцитному типу. Тем не менее присутствие у *Kadsura* и *Schisandra* 2 типов устьиц (латероцитного и парацитного) из 3 имеющихся у *Austrobaileya* позволяет говорить о значительном сходстве организации устьичного аппарата у этих 3 родов.

В соответствии с этим находятся и данные американского палеоботаника Upchurch (1984), который, отметив значительное разнообразие типов устьиц на одном листе у раннемеловых цветковых из Виргинии и Мериленда (США), указал, что среди современных цветковых некоторые представители *Laurales* и *Illiciales* приближаются к ним по изменчивости организации устьиц. Он подчеркнул, что «*Austrobaileyaceae* и некоторые *Schisandraceae* напоминают ископаемые формы во многих отношениях, но отличаются тем, что имеют однообразно неизмененные полярные контактные клетки» (Upchurch, 1984 : 529). Действительно, у *Ausrobaileya*, *Schisandra* и *Kadsura* нет специализированных полярных клеток, которые ассоциируются с энциклоцитным или стефаноцитным типом устьиц, т. е. у *Austrobaileya*, *Schisandra* и *Kadsura* отсутствуют энциклоцитные устьица, нередко встречающиеся у раннемеловых цветковых.

Сходство в структуре устьичного комплекса между *Austrobaileyaceae* и *Schisandraceae* дополняется морфологическим сходством устьиц у этих семейств: как уже отмечалось, *Austrobaileya*, *Schisandra* и *Kadsura* свойственны особенно крупные (длинная ось превышает 40 мкм) эллиптические замыкающие клетки с хорошо выраженным внешним устьичным выступом, перистоматическим кольцом и концентрическими бороздами на внешней поверхности у *Austrobaileya* (табл. II, *1*) и часто у *Kadsura* и *Schisandra* (табл. II, *2*). К сходным эпидермальным структурам *Austrobaileyaceae* и *Schisandraceae* относятся и секреторные масляные клетки, находящиеся в центре своеобразных розеток, образованных радиально вытянутыми клетками эпидермы с радиальными бороздами на внешней поверхности (табл. III, *1, 2*).

Бороздчатый (стриатный) кутикулярный рельеф (борозды располагаются не только вблизи устьиц и секреторных клеток), свойственный *Austrobaileya* (рис. 1, *а*), также характеризует в большей или меньшей степени разные виды *Kadsura* (рис. 1, *б*) и *Schisandra* (табл. III, *1*).

Таким образом, к общим анатомическим признакам *Austrobaileyaceae* и *Schisandraceae* — единичным сосудам со спиральными утолщениями и лестничными перфорационными пластинками и 1-лакунным узлам (Metcalfe, Chalk, 1950) — можно отнести и стоматографические признаки: латероцитную и парацитную организацию устьичного аппарата, радиально-бороздчатые секреторные клетки, бороздчатую (стриатную) кутикулярную скульптуру.

---

[2] E. Fryns-Claessens и W. Van Cotthem (1973) в соответствии со своей новой онтогенетической классификацией, используя сложную терминологию, относят устьица *Schisandra* к аперигенному типу, следовательно, взрослые устьица *Schisandra* они рассматривают как аномоцитные.

Как известно, одним из семейств, сближаемых с *Austrobaileyaceae*, является *Chloranthaceae* (Bailey, Swamy, 1949; Takhtajan, 1980; Behnke, 1986b). Среди членов *Chloranthaceae* наибольшее сходство с *Austrobaileya*, как считают Bailey и Swamy (1949), проявляют *Ascarina* и *Hedyosmum*, характеризующиеся 1-лакунными узлами. Однако и *Ascarina*, и *Hedyosmum* отличаются от *Austrobaileya* по стоматографическим признакам. У *Ascarina* хорошо выраженный энциклоцитный тип устьиц, тогда как у *Hedyosmum* преобладающим является стефаноцитный тип устьичного аппарата (Баранова, 1986, 1987; Baranova, 1987). Ни энциклоцитные, ни стефаноцитные устьица не наблюдаются у *Austrobaileya*. Что же касается остальных представителей *Chloranthaceae* — родов *Chloranthus* и *Sarcandra*, то, несмотря на свойственную им значительную изменчивость организации устьиц на одном листе и более того — достаточно близкое к *Austrobaileya* сочетание типов устьиц (латероцитного и парацитного), как у *Chloranthus*, так и (особенно часто) у *Sarcandra* встречаются энциклоцитные и не полностью энциклоцитные устьица (у *Sarcandra* иногда встречаются и отсутствующие у *Austrobaileya* ставроцитные устьица; Баранова, 1986), которых нет у *Austrobaileya*.

Вместе с тем следует отметить и некоторые общие для стоматографической характеристики *Austrobaileya* и *Chloranthaceae* черты. Это прежде всего крупные размеры устьиц. Как *Austrobaileyaceae*, так и *Chloranthaceae* входят в группу немногих семейств цветковых с особенно крупными устьицами (длина замыкающих клеток устьиц *Austrobaileya* 45—63 мкм, длина замыкающих клеток наиболее крупных устьиц среди представителей *Chloranthaceae* — *Hedyosmum brasiliense* Mart. 66—75 мкм) (Баранова, 1986). Кроме того, для некоторых представителей *Chloranthaceae* характерна бороздчатая (стриатная) кутикулярная поверхность, но борозды выражены значительно слабее, чем у *Austrobaileya*. Так, на побочных клетках устьичного аппарата и клетках эпидермы *Chloranthus angustifolius* Oliver, *C. serratus* Roemer, *Sarcandra hainanensis* (P'ei) Swamy and I. Bailey, *S. irvingbaileyi* Swamy наблюдаются кутикулярные борозды (Баранова, 1986: табл. II, *1, 2*; табл. III, *2*).

H. Solereder (1908), B. Swamy (1953), а также P. Baas и M. Gregory (1985) отмечают наличие масляных клеток в листовой пластинке *Chloranthaceae* (однако только в мезофилле). В связи с этим уместно привести замечание Bailey и Nast (1948), что масляные клетки (наряду с парацитными устьицами, которые авторы описывают как устьица, имеющие побочные клетки, ориентированные параллельно замыкающим клеткам) обычно встречаются у различных семейств древесных *Ranales* и сами по себе не являются показателем особого родства, а указывают, скорее, на общие craналиевые связи. Таким образом, стоматографические признаки (главным образом организация устьичного комплекса) не свидетельствуют о тесных связях *Austrobaileyaceae* и *Chloranthaceae*, но поддерживают мнение об их относительной близости.

Как уже было отмечено, исследование репродуктивных структур, проведенное Endress (1980), привело его к выводу о более тесной связи *Austrobaileya* с *Annonaceae*, чем с представителями лавровых. Эта точка зрения не находит достаточных доказательств среди стоматографических признаков. В отличие от характерного для *Austrobaileya* сочетания нескольких типов устьиц — латероцитного, аномоцитного и парацитного (парацитные устьица встречаются наиболее редко) — все исследователи эпидермальных структур *Annonaceae* подчеркивают однообразно парацитную организацию устьичного аппарата представителей этого семейства (Patel, 1971; Baranova, 1972; Setten, Koek-Noorman, 1986; Metcalfe, 1987). Van Setten и Koek-Noorman (1986) отмечают, что среди различных вариантов парацитного типа устьиц у исследованных ими членов *Annonaceae* из неотропической зоны наиболее часто встречаются амфибрахипарацитные устьица (термин, предложенный Dilcher, 1974).

В то же время для многих видов некоторых родов *Annonaceae* характерна бороздчатая внешняя поверхность кутикулы, хотя борозды у этих видов не такие глубокие, как у *Austrobaileya, Schisandra* и *Kadsura.* При этом, как замечают Van Setten и Koek-Noorman (1986), борозды, радиально расположенные вблизи устьиц или оснований трихом, встречаются довольно часто, тогда как борозды, положение которых не связано с устьицами или трихомными основаниями, наблюдались ими только у видов очень немногих родов — *Annona* и *Oxandra.*

Что же касается масляных клеток, которые, как известно, сосредоточены в порядках, составляющих *Magnolianae — Magnoliales, Illiciales, Laurales, Piperales, Aristolochiales* (Baas, Gregory, 1985), то они, несомненно, отмечаются у *Annonaceae.* Однако они встречаются в мезофилле представителей *Annonaceae* (Baas, Gregory, 1985); по данным Van Setten и Koek-Noorman (1986), главным образом в губчатой паренхиме, а иногда в зоне, переходной между губчатой и палисадной паренхимой. При этом нет никаких наблюдений о присутствии масляных клеток на нижней эпидерме *Annonaceae,* тогда как для *Austrobaileya* характерны радиально-бороздчатые секреторные клетки на нижней эпидерме.

Парацитный тип устьичного аппарата, свойственный *Myristicaceae* (Koster, Baas, 1981) и *Winteraceae* (Baranova, 1972; Bongers, 1973), не может служить аргументом в пользу выдвинутого Behnke (1986b) предположения о близости *Austrobaileya* к этим семействам. Предположение основано на признаках ситовидных элементов. Вместе с тем бороздчатая кутикулярная скульптура с большей или меньшей степенью выраженности борозд для некоторых представителей *Myristicaceae* (особенно заметно выражена у некоторых видов *Horsfieldia* и *Knema*; Koster, Baas, 1981), а также мелкие эпидермальные, вероятно, секреторные клетки, встречающиеся у всех 4 азиатских родов (особенно часто отмечаются у видов *Horsfieldia* и *Myristica*), до некоторой степени сближают *Austrobaileya* с *Myristicaceae.* Однако предполагаемые секреторные эпидермальные клетки *Myristicaceae* отличаются от радиально-бороздчатых масляных клеток *Austrobaileyaceae, Illiciaceae* и *Schisandraceae* очень тонкой кутикулой или наличием пор в центре внешней клеточной поверхности, но они окружены, так же как радиально-бороздчатые клетки *Austrobaileya,* более или менее радиально ориентированными эпидермальными клетками (Koster, Baas, 1981), которые, по нашим наблюдениям, не столь вытянуты, как у *Austrobaileya.* Эти мелкие секреторные клетки встречаются главным образом на средней жилке или около нее, вблизи более крупных жилок и вдоль края листа. В своем обзоре масляных клеток у двудольных Baas и Gregory (1985) отмечали истинные масляные клетки только в мезофилле представителей *Myristicaceae.*

Относительно предполагаемой связи *Austrobuileya* с *Winteraceae* (Behnke, 1986b) можно заметить, что, как уже отмечалось, однообразно парацитная организация устьичного аппарата *Winteraceae* (Baranova, 1972; Bongers, 1973) не соответствует этому предположению. В то же время для некоторых представителей *Winteraceae* (например, для *Bubbia* sp.; Bongers, 1973 : 405, fig. 5) характерна бороздчатая кутикулярная поверхность, свойственная *Austrobaileya.* Однако этот признак, как уже было упомянуто, нередко встречается у семейств, составляющих подкласс *Magnoliidae,* и поэтому не имеет существенного значения.

Сопоставление стоматографических признаков *Austrobaileya* и семейств, сближаемых с *Austrobaileyaceae* на основании других признаков, показывает, что *Austrobaileya* проявляет сходство как с *Monimiaceae,* так и с *Schisandraceae. Austrobaileya,* некоторые представители *Monimiaceae* (*Palmeria, Peumus*) и *Schisandraceae* являются гетеростоматными. Однако из 3 типов устьичного аппарата, характерных для *Austrobaileya,* — аномоцитного, латероцитного и парацитного — у *Schisandra* и *Kadsura* встречаются только латероцитный и парацитный. Данные о присутствии у этих родов аномоцитных устьиц не подтверждаются моими наблюдениями.

Многие роды *Monimiaceae* из исследованных мною являются гомостоматными. Что же касается гетеростоматных представителей *Monimiaceae,* то у них (*Palmeria, Peumus*) наряду с латероцитными устьицами, встречающимися у *Austrobaileya,* часто наблюдаются энциклоцитные, не полностью энциклоцитные, тетраэнциклоцитные и иногда ставро-энциклоцитные устьица, которых нет у *Austrobaileya*. Иными словами, у гетеростоматных представителей *Monimiaceae* нередки специализированные полярные клетки, тогда как у *Austrobaileya* полярные клетки никогда не бывают видоизмененными, это всегда обычные клетки эпидермы как у аномоцитных, так и у латероцитных и парацитных (всегда брахипарацитных) устьиц. Также никогда не бывают видоизмененными полярные клетки у *Schisandraceae*. Сходство в организации устьичного комплекса между *Austrobaileya*, с одной стороны, и *Kadsura* и *Schisandra* — с другой дополняется морфологическим сходством и величиной устьиц, отмеченными ранее Metcalfe и Chalk (1950) и Wilkinson (1979): для *Austrobaileya*, так же как для *Kadsura* и *Schisandra*, характерны крупные, эллиптической формы замыкающие клетки. У представителей *Monimiaceae* устьица более мелкие (исключение составляют устьица *Peumus boldus*, но и они мельче, чем устьица *Austrobaileya*). Перистоматическое кольцо, как и борозды-гребни на замыкающих клетках *Austrobaileya* (табл. II, *1*), относятся к структурам, встречающимся как у *Schisandraceae* (табл. II, *2*), так и у некоторых представителей *Monimiaceae* (Metcalfe, 1987, p. 109, fig. 21, E, F). Таким образом, признаки устьичного аппарата указывают на большее сходство *Austrobaileyaceae* и *Schisandraceae*.

Среди других эпидермальных структур, свойственных *Austrobaileya*, следует отметить секреторные масляные клетки радиально-бороздчатого типа. Эти клетки часто встречаются на нижней эпидерме всех исследованных здесь видов *Kadsura* (рис. 4) и *Schisandra* (табл. III, *1*). Радиально-бороздчатые секреторные клетки на нижней эпидерме отмечаются также у некоторых представителей *Monimiaceae* (у *Decarydendron*; Money, 1949), но чаще — в мезофилле листа этого семейства. У исследованных мною видов *Monimiaceae* радиально-бороздчатые секреторные клетки не наблюдались.

Бороздчатая (стриатная) скульптура кутикулы, характерная для *Austrobaileya*, наблюдается у исследованных здесь видов *Kadsura* и *Schisandra*. Борозды или концентрически располагаются относительно устьиц, или радиально расходятся от них к побочным клеткам. Помимо борозд, ассоциирующихся с устьицами и секреторными клетками, для *Austrobaileya*, *Schisandra* и *Kadsura* характерны борозды на всех клетках эпидермы, не имеющие особой ориентации. Такая скульптура кутикулы характерна для многих групп архаичных двудольных, как было отмечено. Бороздчатая кутикулярная поверхность отмечается и у некоторых представителей *Monimiaceae* (например, *Doryphora sassafras* Endl.; Metcalfe, 1987), хотя среди представленных в этом исследовании *Monimiaceae* она наблюдалась только у *Peumus boldus*, причем слабо выраженные борозды отмечены лишь вблизи устьиц.

Таким образом, стоматографические признаки, и прежде всего структура устьичного аппарата, указывают на связи *Austrobaileyaceae* с *Schisandraceae*, а также *Austrobaileyaceae* с *Monimiaceae*.

В заключение мне хотелось бы выразить глубокую благодарность М. Э. Кирпичникову и Н. С. Снигиревской за ценные советы, полученные при подготовке к печати этой статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агабабян В. Ш. Пыльца примитивных покрытосеменных. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1973. 171 с. — *Баранова М. А.* О латероцитном типе устьичного аппарата у цветковых // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 2. С. 179—186. — *Баранова М. А.* Сравнительно-стоматографическое исследование сем. *Chloranthaceae* // Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986. С. 12—19. — *Баранова М. А.* О стефаноцитном типе устьичного аппарата у цветковых // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 1. С. 59—62. — *Баранова М. А.* Принципы сравнительно-стоматографического изучения цветковых растений. Л.: Наука, 1990. 70 с. (Комаровские чтения.

T. 38). — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Baas P., Gregory M.* A survey of oil cells in the dicotyledons with comments on their replacement by and joint occurrence with mucilage cells // Israel J. Bot. 1985. Vol. 34. P. 167—186. — *Baas P., Oosterhoud E. van, Scholtes C. J. L.* Leaf anatomy and classification of the *Olacaceae, Octoknema* and *Erythropalum* // Allertonia. 1982. Vol. 3. N 2. P. 155—210. — *Bailey I. W., Nast C. G.* Morphology and relationships of *Trochodendron* and *Tetracentron*. I. Stem, root and leaf // J. Arnold Arbor. 1945. Vol. 26. N 2. P. 143—154. — *Bailey I. W., Nast C. G.* Morphology and relationships of *Illicium*, *Schisandra* and *Kadsura*. I. Stem and leaf // J. Arnold Arbor. 1948. Vol. 29. N 1. P. 77—89. — *Bailey I. W.* Origin of the angiosperms: need for a broadened outlook // J. Arnold Arbor. 1949. Vol. 30. N 1. P. 64—70. — *Bailey I. W., Swamy B. G. L.* The morphology and relationships of *Austrobaileya* // J. Arnold Arbor. 1949. Vol. 30. N 3. P. 211—226. — *Baranova M. A.* Systematic anatomy of the leaf epidermis in the *Magnoliaceae* and some related families // Taxon. 1972. Vol. 21. N 4. P. 447—469. — *Baranova M. A.* On the laterocytic stomatotype in angiosperms // Brittonia. 1983. Vol. 35. N 1. P. 93—102. — *Baranova M. A.* Historical development of the present classification of morphological types of stomates // Bot. Rev. 1987. Vol. 53. N 1. P. 53—79. — *Barthlott W.* Scanning electron microscopyof the epidermal surface in plants // Syst. assoc. spec. vol. 1990. N 41. P. 69—94. — *Behnke H.-D.* Ultrastructure and differentiation of sieve elements in primitive Angiosperms. II. Primary phloem sieve elements of *Austrobaileya maculata* // Phytomorphology. 1986a. Vol. 36. N 3-4. P. 185—195. — *Behnke H.-D.* Sieve element characters and the systematic position of *Austrobaileya, Austrobaileyaceae* — with comments to the distinction and definition of sieve cells and sieve-tube members // Pl. Syst. Evol. 1986b. Vol. 152. N 1-2. P. 101—121. — *Bongers J. M.* Epidermal leaf characters of the *Winteraceae* // Blumea. 1973. Vol. 21. N 2. P. 381—411. — *Cronquist A.* The evolution and classification of flowering plants. N. Y.: Houghton Mifflin Comp. Boston, 1968. — *Cronquist A.* An integrated system of classification of the flowering plants. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1981. 1262 p. — *Cronquist A.* The evolution and classification of flowering plants. 2 ed. N. Y.: Bot. Garden, 1988. 555 p. — *Dahlgren R.* A commentary on a diagrammatic presentation of the Angiosperms in relation to the distribution of character states // Pl. Syst. Evol. 1977. Suppl. 1. P. 253—283. — *Den Hartog R. M., Baas P.* Epidermal characters of the *Celastraceae* sensu lato // Acta Bot. Neerl. 1978. Vol. 27. N 5-6. P. 355—388. — *Dilcher D. L.* Approaches to the identification of angiosperm leaf remains // Bot. Rev. 1974. Vol. 40. N 1. P. 1—157. — *Endress P.* The reproductive characters and systematic position of the *Austrobaileyaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1980. Bd 101. H. 3. S. 393—433. — *Fryns-Claessens E., Cotthem W. van.* A new classification of the ontogenetic types of stomata // Bot. Rev. 1973. Vol. 39. N 1. P. 71—138. — *Jalan S.* The ontogeny of stomata in *Schisandra grandiflora* Hook. f. and Thoms // Phytomorphology. 1962. Vol. 12. N 3. P. 239—242. — *Knappe H., Rüffle L.* Neue *Monimiaceae* — Blätter im Santon des Subherzyn und ihre phytogeographischen Beziehungen zur Flora des ehemaligen Gondwana-Kontinents // Wiss. Zeitschr. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-Nat. R. 1975. Bd 24. H. 4. S. 493—499. — *Koster J., Baas P.* Comparative leaf anatomy of the Asiatic *Myristicaceae* // Blumea. 1981. Vol. 27. N 1. P. 115—173. — *Kvaček Z., Walther H.* Nachweis tertiärer Theaceen Mitteleuropas nach blatt-epidermalen Untersuchungen. I. Teil. Epidermale Merkmalskomplexe rezenter *Theaceae* // Feddes Repert. 1984. Bd 95. H. 4. S. 209—227. — *Leroy J.-F.* Une sous-famille monotypique de *Winteraceae* endémique à Madagascar: les *Takhtajanioideae* // Adansonia. 1978. Ser. 2. T. 17. F. 4. P. 383—395. — *Metcalfe C. R., Chalk L.* Anatomy of the dicotyledons. London: Oxford. Univ. Press, 1950. Vol. 1, 2. — *Metcalfe C. R.* Anatomy of the dicotyledons. 2 ed. London: Oxford. Univ. Press, 1987. Vol. 3. 224 p. — *Money L. L.* The anatomy and morphology of the *Monimiaceae*: leaf, node, stem, pollen: Doct. Dis. Harvard. Univ., 1949. — *Money L. L., Bailey I. W., Swamy B. G. L.* The morphology and relationships of the *Monimiaceae* // J. Arnold. Arbor. 1950. Vol. 31. N 4. P. 372—404. — *Pant D. D., Gupta K. L.* Development of stomata and foliar structure of some *Magnoliaceae* // J. Linn. Soc. (Bot.). 1966. Vol. 59. N 379. P. 155—173. — *Patel R. J.* Epidermal structure and development of stomata in some *Annonaceae* // Ann. Bot. 1971. Vol. 35. N 143. P. 1205—1212. — *Rao H. S.* Cuticular studies of *Magnoliales* // Proc. Ind. Acad. Sci. (Biol.). 1939. Vol. 9. P. 99—116. — *Solereder H.* Systematic anatomy of the dicotyledons. London: Oxford. Univ. Press, 1908. Vol. 2. — *Stace C. A.* Cuticular studies as an aid to plant taxonomy // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Bot. 1965. Vol. 4. N 1. P. 3—78. — *Stace C. A.* The use of epidermal characters in phylogenetic considerations // New Phytologist. 1966. Vol. 65. P. 304—318. — *Swamy B. G. L.* The morphology and relationships of the *Chloranthaceae* // J. Arnold Arbor. 1953. Vol. 34. P. 375—408. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*) // Bot. Rev. 1980. Vol. 46. N 3. P. 225—359. — *Thorne R. F.*

A phylogenetic classification of the *Angiospermae* // Evol. Biol. 1976. Vol. 9. P. 35—106. — *Upchurch G. R.* Cuticle evolution in early Cretaceous angiosperms from the Potomac group of Virginia and Maryland // Ann. Mis. Bot. Garden. 1984. Vol. 71. P. 522—550. — *Setten A. K. van*, *Koek-Noorman J.* Studies in *Annonaceae.* VI. A leaf anatomical survey of genera of *Annonaceae* in the Neotropics // Bot. Jahrb. Syst. 1986. Bd 108. H. 1. S. 17—50. — *Wilkinson H. P.* The plant surface (mainly leaf) // Anatomy of the dicotyledons. Vol. 1. 2 ed. Oxford, 1979. P. 97—165. — *Wilkinson H. P.* Leaf anatomy of *Gluta* (L.) Ding Hou (*Anacardiaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 1983. Vol. 86. N 4. P. 375—403.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 19 VIII 1991

SUMMARY

The epidermal structures of *Austrobaileya scandens* Baill. are considered. The laterocytic stomatotype is found in *Austrobaileya* in addition to the anomocytic and paracytic stomata previously known in the genus. Epidermal features of *Austrobaileya* are compared with those of some allied families. The current view of the relationship among the *Austrobaileyaceae* and *Monimiaceae* is supported. Stomatographic data also suggest the affinities of the *Austrobaileyaceae* with the *Schisandraceae.*

УДК 581.8:581.48:582.992
© 1992

К. К. Шрестха, Т. И. Кравцова

АНАТОМИЯ И УЛЬТРАСКУЛЬПТУРА СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ В РОДЕ *CYANANTHUS* (*CAMPANULACEAE*) В СВЯЗИ С ЕГО СИСТЕМАТИКОЙ

K. K. SHRESTHA, T. I. KRAVTSOVA. SEED COAT ANATOMY AND ULTRASCULPTURE IN THE GENUS *CYANANTHUS* (*CAMPANULACEAE*) IN RELATION TO ITS SYSTEMATICS

Изучены анатомия и ультраскульптура семенной кожуры у 17 видов рода *Cyananthus* из всех секций. Обнаружено разнообразие ее анатомического строения, касающееся в основном формы наружной тангенциальной стенки и характера утолщений радиальных и внутренних тангенциальных стенок экзотесты. Выделено 3 типа ультраскульптуры семенной кожуры (бороздчато-сетчатая, бороздчатая и сетчатая). Все секции и большинство видов имеют характерное сочетание признаков анатомического строения и ультраскульптуры семенной кожуры. Выявлены возможные направления эволюции семенной кожуры в роде *Cyananthus*. Наличие у *C. microphyllus* и близких видов примитивных черт в строении семенной кожуры (линзовидных утолщений радиальных стенок экзотесты без пор, волнистой наружной тангенциальной стенки, бороздчато-сетчатой ультраскульптуры с широкими ребрами) позволяет предположить, что секция *Cyananthus* является древней.

Род *Cyananthus* Wall. ex Benth. включает в себя около 25 видов, произрастающих в высокогорьях Гималаев и Юго-Восточного Китая на высоте более 2500 м над ур. м. Большинство видов рода — многолетние травы, некоторые — однолетние. Характерными чертами рода, отличающими его от других родов семейства, являются верхняя 5-гнездная завязь, срастающаяся в основании с чашечкой, 5-лопастное рыльце, плод — коробочка, раскрывающаяся расходящимися верхушками створок до верхней части осевой колонки (тип Cyananthus; по: Колаковский, 1986).

Впервые внутриродовую классификацию рода *Cyananthus* предложил M. A. Franchet (1887). Он выделил по признакам чашечки и венчика 2 группы видов (секции) — *Platylobi* (соответствует секции *Cyananthus*) и *Stenolobi*. В дальнейших обработках рода была описана также секция *Annui* (Hong, Ma, 1991), включающая в себя все однолетние виды рода. Ранее в обработке Y. S. Lian (1983) эта секция была описана в ранге подсекции секции *Stenolobi*.

Как на секционном, так и на видовом уровнях в систематике рода *Cyananthus* имеются некоторые спорные вопросы. Положение вида *C. sherriffii* в секции *Cyananthus* неясно, так как он значительно отличается от близких видов особенностями жизненной формы (наличием специальных вегетативных побегов) и структурой пыльцевых зерен. Вид *C. hookeri*, включаемый некоторыми авторами (Hong, Ma, 1991) в секцию *Annui*, характеризуется в отличие от всех других видов рода 4-мерным строением очень мелкого цветка, особым типом пыльцевых зерен, более широким ареалом и, вероятно, заслуживает помещения в отдельную секцию. Самостоятельность вида *C. spathulifolius* Nannf. является в настоящее время дискуссионной. Этот вид был признан рядом авторов (Cowan, 1938; Hara et al., 1982), однако позднее переведен в синонимы вида *C. leiocalyx* или (вместе с *C. leiocalyx*) вида *C. macrocalyx* (Hong, 1991). Самая крупная секция *Stenolobi*, по всей вероятности, неоднородна и включает в себя виды, которые значительно различаются по морфологии цветка и пыльцевых зерен и, возможно, составляют разные подсекции.

Филогения рода *Cyananthus* изучена слабо. До сих пор неясно, какая секция и какие виды являются более примитивными или эволюционно продвинутыми. Положение рода *Cyananthus* в системе сем. *Campanulaceae* остается также неясным. G. Bentham и J. D. Hooker (1876), S. Schonland (1889) помещали его вместе с 4 близкими родами — *Codonopsis* Wall., *Leptocodon* (Hook.) Lem., *Wahlenbergia* Schrad. ex Roth., *Platycodon* A. DC. — в одну трибу *Wahlenbergiae* Schon. D. Y. Hong и Y. S. Lian (Lian, 1983), а вслед за ними А. Л. Тахтаджян (1987) относят род *Cyananthus* к монотипной трибе *Cyanantheae* Hong et Lian. A. Dunbar (1984) на основе палинологических данных предлагает поместить роды *Cyananthus* и *Codonopsis* в отдельную группу, не входящую в сем. *Campanulaceae*. Заслуживает внимания также точка зрения J. Agardh, который рассматривал род *Cyananthus* как монотипное сем. *Cyananthaceae* (Agardh, 1858).

Особенности строения завязи, плода (Колаковский, 1986) и пыльцевых зерен (Dunbar, 1975, 1984; Аветисян, 1986, 1988) свидетельствуют о том, что род *Cyananthus* является довольно примитивным не только в сем. *Campanulaceae*, но и во всем порядке *Campanulales*.

Признаки семени (в том числе структура семенной кожуры) изучены в роде *Cyananthus* недостаточно; для целей систематики сем. *Campanulaceae* исследованы в сравнении с другими родами лишь отдельные представители данного рода (Беляев, 1984а, б; Haridassan, Mukherjee, 1987). Сведения об анатомическом строении семенной кожуры известны только для *C. lobatus*.

Большое значение исследований анатомии семенной кожуры для систематики было показано при изучении многих групп цветковых растений (Меликян, 1968; Corner, 1976; Данилова и др., 1990). Неоднократно признавалась также важность для систематики признаков ультраскульптуры семенной кожуры (Chuang, Heckard, 1972; Barthlott, 1981; и др.). Немаловажное значение последних отмечено и для внутриродовой систематики некоторых родов колокольчиковых: *Wahlenbergia* (Thulin, 1975), *Campanula* L. (Gesolt, 1980; Оганесян, 1982), *Symphyandra* A. DC. (Оганесян, 1982).

Целью настоящей работы является детальное изучение анатомии и ультраскульптуры семенной кожуры в роде *Cyananthus* и выяснение значения этих признаков для систематики и филогении рода.

Материал и методика

Исследована семенная кожура у 17 видов рода *Cyananthus* из всех секций.

Секция 1. *Cyananthus*: *C. lobatus* Wall. ex Benth., *C. integer* Wall. ex Benth., *C. microphyllus* Edgew., *C. pedunculatus* Clarke, *C. sherriffii* Cowan.

Секция 2. *Stenolobi* (Franch.) Marq.: *C. incanus* Hook. f. et Thoms., *C. delavayi* Franch., *C. leiocalyx* (Franch.) Cowan, *C. flavus* Marq., *C. spathulifolius* Nannf., *C. macrocalyx* Franch., *C. formosus* Diels, *C. longiflorus* Franch.

Секция 3. *Annui* (Lian) Hong et Ma: *C. inflatus* Hook. f. et Thoms., *C. fasciculatus* Marq., *C. lichiangensis* W. W. Smith., *C. hookeri* Clarke.

У 7 видов семена исследованы в 2—3 повторностях (у экземпляров, взятых из разных точек ареала). Материал получен из гербариев Ботанического института РАН (LE), Королевского ботанического сада Кью (K), Британского музея (BM), Музея естественной истории в Париже (P), Китайской академии наук (PE), Естественно-исторического музея Вены (W), Ботанического сада Эдинбурга (E), Ботанического сада Нью-Йорка (NY).

Для приготовления анатомических препаратов семена размягчали в смеси глицерин—спирт—вода (1:1:1); поперечные срезы 10 мкм толщ. делали в средней части семени с помощью замораживающего микротома, окрашивали генциан-виолетом, реакцию на лигнин проводили флороглюцином с серной кислотой.

Поверхность семенной кожуры изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35.

Результаты исследования

Анатомическое строение семенной кожуры. Семенная кожура тонкая, 10—19 мкм толщ., состоит из 2 слоев — экзотесты из клеток с утолщенными оболочками и лигнифицированными радиальными стенками и остатков облитерированных внутренних слоев единственного интегумента (рис. 1—3); иногда благодаря большому содержанию пигментов (флобафенов) внутренняя часть внутреннего слоя выделяется по цвету и выглядит как 3-й слой семенной кожуры; поверхность семенной кожуры покрыта кутикулой. Кутикула находится также между эндоспермом и семенной кожурой.

Клетки экзотесты на поперечном срезе варьируют от прямоугольных до столбчатых, 8—13 мкм выс., полость клеток либо щелевидная, либо широкая, Х-образная, с расходящимися вверху и внизу отростками, заполненными гидрофильными веществами. Радиальные стенки (*рс*) в основном сильно утолщены (до 7.5 мкм), остаются тонкими в верхней и нижней частях клеток, лигнифицированы, форма утолщений на поперечном срезе различна — от равномерно утолщенных и линзовидных до сердцевидных, обратнояйцевидных, клиновидных и грибовидных, с отчетливой ножкой или без нее; иногда *рс* с большим числом пор и перетяжками в местах поровых канальцев; наружная тангенциальная стенка (*нтс*) значительно утолщена (до 4.0 мкм), окрашена флобафенами или нет, в разной степени волнистая, вдается в полость клетки и на этом участке более утолщена. Внутренняя тангенциальная стенка (*втс*) тонкая, вогнутая в полость клетки, у представителей секции *Cyananthus* с утолщениями, вероятно, в виде тяжей.

Внутренний слой семенной кожуры (*вс*) различной толщины (от 3—4 до 4—6 мкм), волнистый, редко слабоволнистый, может быть неоднородным благодаря наличию сильно окрашенных пигментом дериватов клеток (вероятно, эндотелиального слоя) в его внутренней части.

Различия между видами по строению семенной кожуры проявляются по таким признакам, как форма клеток экзотесты на поперечном срезе, толщина и степень волнистости их наружной тангенциальной стенки, степень и характер утолщения радиальных стенок, наличие утолщений на внутренней тангенциальной стенке, количество пигмента в полости, а также толщина и однородность внутреннего слоя.

Изучение у некоторых видов нескольких образцов семян показало, что строение семенной кожуры слабо варьирует в пределах вида. Наблюдаются лишь небольшие различия по ширине полости клеток экзотесты.

Ультраскульптура поверхности семенной кожуры. На поверхности семенной кожуры обнаружены округлые ребра 2.0—9.5 мкм толщ. (табл. I—III), которые иногда образуют сетеподобную скульптуру (ячеистую, по терминологии Беляева, 1984а). Такая морфология поверхности семени возникает благодаря выступающим радиальным стенкам клеток эпидермы и вогнутости их наружной тангенциальной стенки. Клетки эпидермы имеют длину 20—105 мкм, что более чем в 5 раз превышает их ширину; они вытянуты вдоль семени или расположены по спирали и имеют узкую, в основном щелевидную или почти отсутствующую полость. Длина клеток, ширина полости, толщина и степень изогнутости ребер (радиальных стенок) варьируют, обнаруживая видовые особенности. По признаку ширины полости клеток эпидермы (степени сомкнутости радиальных стенок) мы выделяем у изученных видов 3 типа ультраскульптуры поверхности семени, по признаку изогнутости радиальных стенок — 4 ее варианта.

1. Сетчатая. Радиальные стенки клеток эпидермы довольно далеко отстоят друг от друга, образуя сетчатую орнаментацию поверхности; клетки узкие, полигональные.

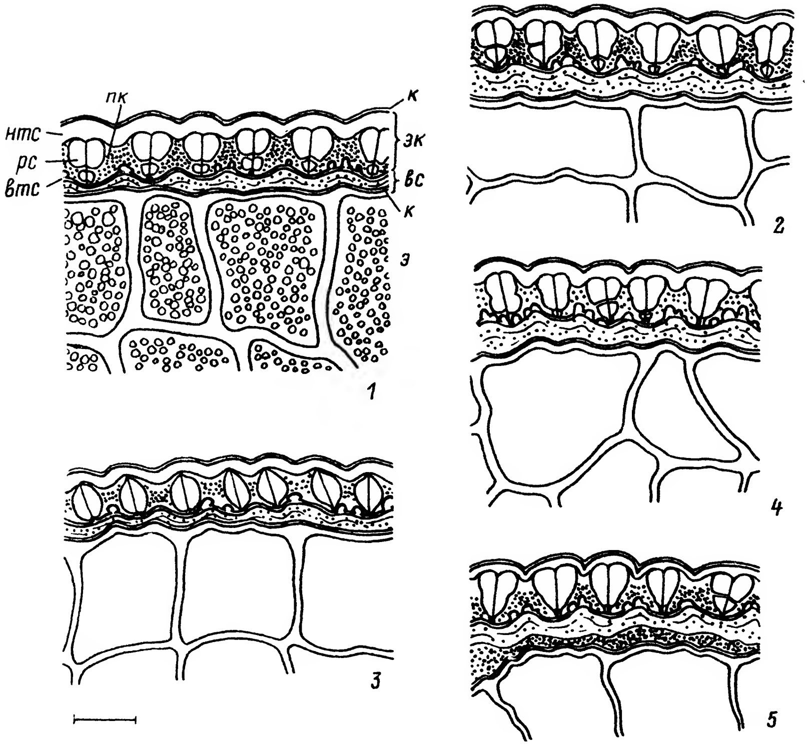


Рис. 1. Поперечный срез семенной кожуры у видов рода *Cyananthus*. Секция *Cyananthus*.

1 — *C. lobatus*; *2* — *C. integer*; *3* — *C. microphyllus*; *4* — *C. pedunculatus*; *5* — *C. sherriffii*. *вс* — внутренний слой семенной кожуры; *втс* — внутренняя тангенциальная стенка экзотесты; *к* — кутикула; *нтс* — наружная тангенциальная стенка экзотесты; *пк* — полость клеток экзотесты; *рс* — радиальная стенка экзотесты; *э* — эндосперм; *эк* — экзотеста. Гидрофильные вещества обозначены точками. Масштабная линейка — 10 мкм.

2. Бороздчато-сетчатая. Радиальные стенки клеток эпидермы сближены, однако щелевидные полости отчетливо видны как более или менее широкие (особенно на концах клеток) борозды. Вариант *А*) прямобороздчато-сетчатая, с прямыми ребрами и бороздами. Вариант *Б*) изогнутобороздчато-сетчатая, с ребрами и бороздами — от прямых до изогнутых. В обоих вариантах ребра могут быть как значительно утолщенными (7.0—9.5 мкм), так и сравнительно тонкими (3.5—5.0 мкм).

3. Бороздчатая. Радиальные стенки клеток эпидермы очень тесно сближены, так что полость клеток едва заметна в виде узкой борозды. Вариант *А*) прямобороздчатая, с тонкими (2.0—5.0 мкм) прямыми ребрами и бороздами. Вариант *Б*) изогнутобороздчатая, со значительно утолщенными (4.5—6.5 мкм) изогнутыми ребрами и бороздами.

Выявлена вторичная скульптура поверхности семени: ребра в центре килеватые. Иногда кили выражены слабо, заметны лишь на отдельных ребрах или замещаются срединной неглубокой бороздой.

Значительное внутривидовое варьирование характера поверхности семени отмечено только у вида *C. inflatus* (от сетчатой до бороздчато-сетчатой скульптуры), у разных образцов семян других видов обнаружены очень слабые различия в ее скульптуре (в основном в ширине ребер).

Далее приводим описания анатомии и ультраскульптуры семенной кожуры у видов рода *Cyananthus* по секциям.

Секция *Cyananthus*

C. lobatus (рис. 1, *1*). Экзотеста 8—12.5 мкм толщ.; *нтс* 2.5—3.8 мкм толщ., волнистая, сильно вдается в полость клетки;[1] *рс* до 6.0 мкм толщ., сердцевидные,[2] с перетяжками и крупными поровыми канальцами; *нтс* с лигнифицированными утолщениями, на поперечном срезе имеющими вид небольших бугорков; *вс* 3—5 мкм толщ., слабоволнистый.

Ультраскульптура (табл. I, *1—3*) прямобороздчато-сетчатая, клетки эпидермы 60—105 мкм дл., ребра 7.0—8.0 мкм толщ., вторичная скульптура — килеватость ребер — хорошо или слабо выражена.

Исследованные образцы: Nepal: Gosainkunda, K. K. Shrestha 124 (LR); Sikkim: C. B. Clarke 26002 (K); Cult (LE).

C. integer (рис. 1, *2*). Экзотеста 9—13 мкм толщ.; *нтс* 2.5—3.0 мкм толщ.; *рс* 5.0—7.5 мкм толщ., сердцевидные, со слабо выраженными перетяжками и поровыми канальцами; *втс* с утолщениями; *вс* 4—5 мкм толщ.

Ультраскульптура (табл. I, *4*) изогнутобороздчато-сетчатая, клетки эпидермы 45—70 мкм дл., ребра 3.5—5.0 мкм толщ., килеватость ребер едва заметна.

Исследованный образец: N. W. India: Garhwal, Herb. Schlagintweit.

C. microphyllus (рис. 1, *3*). Экзотеста 8.5—10 мкм толщ.; *нтс* 2.5—3.8 мкм толщ.; *рс* 5.0—7.5 мкм толщ., линзовидные, редко с перетяжками и поровыми канальцами; *втс* с утолщениями; *вс* сравнительно узкий, 2.5—4.0 мкм толщ.

Ультраскульптура (табл. I, *5*) изогнутобороздчато-сетчатая, клетки эпидермы 45—85 мкм дл., ребра 3.5—4.5 мкм толщ., вторичная скульптура отсутствует.

Исследованный образец: N. W. India: Kumaon; Strachey and Winterbottom 2 (LE).

C. pedunculatus (рис. 1, *4*). Экзотеста 8—12 мкм толщ.; *нтс* 2.5—3.8 мкм толщ.; *рс* 5.0—7.5 мкм толщ., сердцевидные, со слабо выраженными перетяжками и поровыми канальцами; *втс* с утолщениями; *вс* 3—5 мкм толщ.

Ультраскульптура (табл. I, *6, 7*) изогнутобороздчато-сетчатая, клетки эпидермы 40—100 мкм дл., ребра 7.0—9.5 мкм толщ., килеватые.

Исследованный образец: Sikkim: J. D. Hooker (BM).

C. sherriffii (рис. 1, *5*). Экзотеста 7—10.5 мкм толщ.; *нтс* сравнительно тонкая, 2.0—2.5 мкм толщ.; *рс* 5—6 мкм толщ., сердцевидные, иногда с отчетливой ножкой; *втс* с утолщениями; *вс* 4—6 мкм толщ., внутренняя часть выделяется из-за большого содержания пигмента.

Ультраскульптура (табл. I, *8, 9*) изогнутобороздчато-сетчатая, клетки эпидермы 25—55 мкм дл., ребра 4.0—5.0 мкм толщ., со слабо заметными килями, местами замещающимися центральной бороздкой.

Исследованный образец: Tibet: Ludlow et al., 6352 (BM).

Секция *Stenolobi*

C. incanus (рис. 2, *1*). Экзотеста 9—12 мкм толщ.; *нтс* 2.0—3.0 мкм толщ., слабоволнистая; *рс* сравнительно тонкие, до 5 мкм толщ., от линзовидных до обратнояйцевидных и клиновидных, иногда с перетяжкой и поровыми канальцами в середине; *вс* 3—6 мкм толщ.

Ультраскульптура (табл. II, *1*) изогнутобороздчато-сетчатая, клетки эпидермы 30—50 мкм дл., ребра 4.0—5.0 мкм толщ., вторичная скульптура отсутствует.

Исследованный образец: Sikkim: J. D. Hooker (W).

C. leiocalyx (рис. 2, *2*). Экзотеста 8—10 мкм толщ.; *нтс* 1.3—3.0 мкм толщ., волнистая или слабоволнистая; *рс* 5—6 мкм толщ., сердцевидные и равномерно утолщенные, с перетяжкой и хорошо заметными поровыми канальцами; *вс* 4—6 мкм толщ., неоднородный.

---

[1] Такая форма *нтс* — признак, общий для всех видов секции.

[2] Описывается форма утолщений радиальных стенок эпидермы на поперечном срезе.

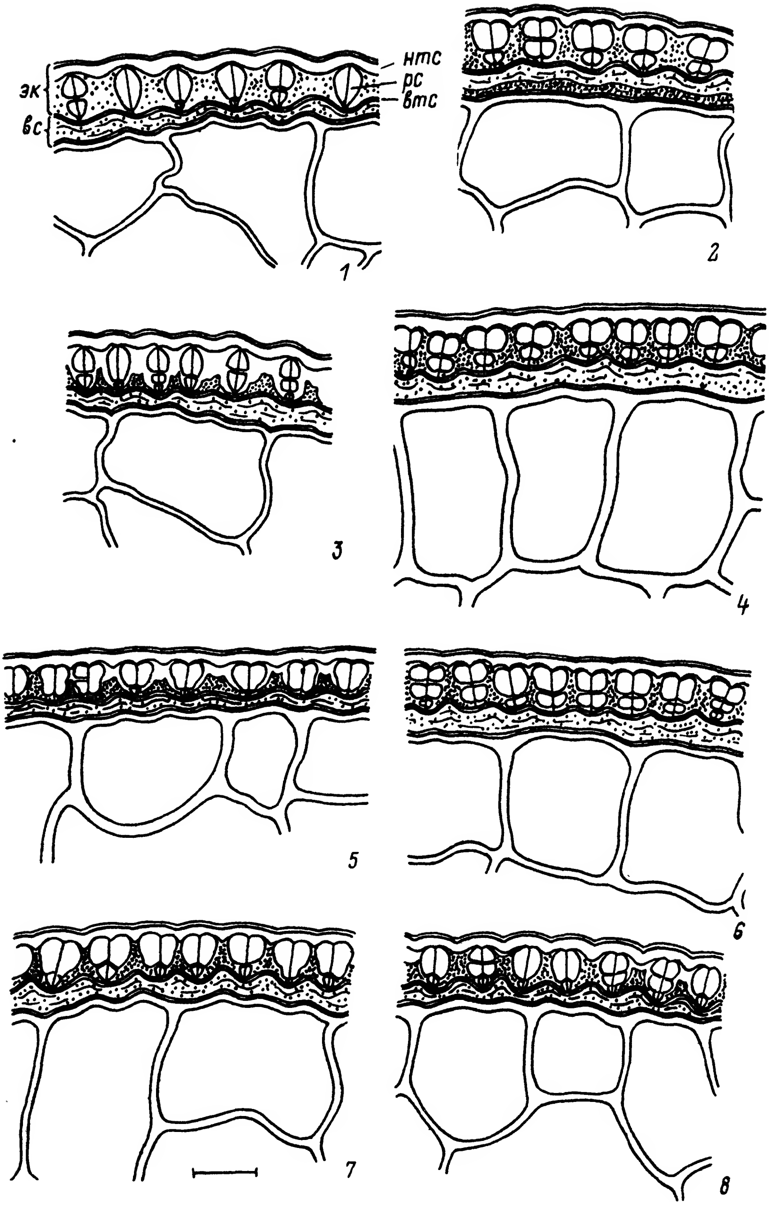


Рис. 2. Поперечный срез семенной кожуры у видов рода *Cyananthus*. Секция *Stenolobi*.

1 — C. incanus; *2 — C. leiocalyx*; *3 — C. delavayi*; *4 — C. flavus*; *5 — C. spathulifolius*; *6 — C. macrocalyx*; *7 — C. formosus*; *8 — C. longiflorus*. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Ультраскульптура (табл. II, *2*) изогнутобороздчато-сетчатая, клетки эпидермы 40—75 мкм дл., ребра около 6.0 мкм толщ., килеватые.

Исследованный образец: Yunnan: Delavay (P).

C. delavayi (рис. 2, *3*). Экзотеста 10—12 мкм толщ.; *нтс* 2.0—3.0 мкм толщ., волнистая; *рс* сравнительно тонкие, до 5 мкм толщ., узко-обратнояйцевидные и узколинзовидные, с заметными поровыми канальцами и 1—2 хорошо или плохо выраженными перетяжками; *вс* 4—5 мкм толщ.

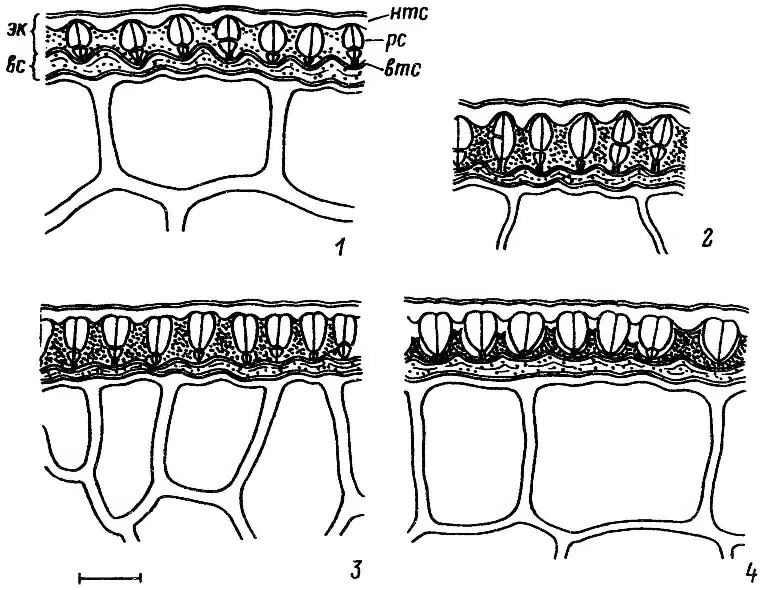


Рис. 3. Поперечный срез семенной кожуры у видов рода *Cyananthus*. Секция *Annui*.
1 — *C. inflatus*; *2* — *C. fasciculatus*; *3* — *C. lichiangensis*; *4* — *C. hookerrii*. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Ультраскульптура (табл. II, *3*, *4*) прямобороздчато-сетчатая, клетки эпидермы 35—80 мкм дл., ребра 3.5—5.5 мкм толщ., вторичная скульптура отсутствует.

Исследованные образцы: Szechuan: Handel-Mazetti 5388 (W); Yunnan: Delavay 137 (P).

C. flavus (рис. 2, *4*). Экзотеста 9—11 мкм толщ.; *нтс* 2.5—3.8 мкм толщ., слабоволнистая; *рс* 5.0—7.5 мкм толщ., сердцевидные, с хорошо выраженными перетяжками и поровыми канальцами, иногда с ножкой; *вс* около 5 мкм толщ.

Ультраскульптура (табл. II, *5*, *6*) изогнутобороздчатая, клетки эпидермы 45—70 мкм дл., ребра 4.5—6.5 мкм толщ., килеватые.

Исследованный образец: Yunnan: T. T. Yu 15344 (BM).

C. spathulifolius (рис. 2, *5*). Экзотеста 8—10 мкм толщ.; *нтс* 1.3—2.5 мкм толщ., слабоволнистая; *рс* сравнительно тонкие, 4—5 мкм, от сердцевидных до равномерно утолщенных, ушковатые, со слабо выраженными перетяжками и поровыми канальцами, редко с ножкой; *вс* довольно узкий, 3—4 мкм толщ.

Ультраскульптура (табл. II, *7*, *8*) изогнутобороздчато-сетчатая, клетки эпидермы 30—55 мкм дл., ребра 4.0—5.0 мкм толщ., местами килеватые.

Исследованный образец: Szechuan: Muli, J. F. Rock 18133 (K).

C. macrocalyx (рис. 2, *6*). Экзотеста 10.5—12 мкм толщ.; *нтс* 1.3—3.0 мкм толщ., слабоволнистая; *рс* 5.0—7.5 мкм толщ., сердцевидные или равномерно утолщенные, с хорошо выраженными перетяжками и поровыми канальцами; *вс* около 5 мкм толщ.

Ультраскульптура (табл. II, *9*, *10*) прямобороздчато-сетчатая, клетки эпидермы 20—50 мкм дл., ребра 4.0—5.0 мкм толщ., килеватые.

Исследованный образец: Yunnan: Schneider 3171 (K).

C. formosus (рис. 2, *7*). Экзотеста 8—10 мкм толщ.; *нтс* сравнительно тонкая, 1.3—2.5 мкм, слабоволнистая; *рс* до 6 мкм толщ., сердцевидные и грибовидные, с отчетливой ножкой и плохо выраженными перетяжками и поровыми канальцами; *вс* 4—5 мкм толщ.

Ультраскульптура (табл. II, *11*, *12*) прямобороздчатая, клетки эпидермы 30—60 мкм дл., ребра 5.5—6.0 мкм толщ., с едва заметными килями или центральной бороздкой.

Исследованный образец: Yunnan: G. Forrest 30569 (E).

C. longiflorus (рис. 2, *8*). Экзотеста 8—10 мкм толщ.; *нтс* 2.8—3.0 мкм толщ., волнистая, местами слабоволнистая; *рс* сравнительно тонкие, до 5 мкм толщ., от обратнояйцевидных до грибовидных, с отчетливой ножкой и слабо выраженными перетяжками и поровыми канальцами; *вс* 4—5 мкм толщ.

Ультраскульптура (табл. II, *13, 14*) изогнутобороздчато-сетчатая, клетки эпидермы 30—60 мкм дл., ребра 4.5—6.0 мкм толщ., с едва заметной килеватостью.

Исследованные образцы: Yunnan: Delavay 96 (P); Delavay 138 (LE).

Секция *Annui*

C. inflatus (рис. 3, *1*). Экзотеста 7—10 мкм толщ.; *нтс* 2.0—4.0 мкм толщ., слабоволнистая; *рс* около 5.5 мкм толщ., от линзовидных до грибовидных, с перетяжкой в основании и отчетливой ножкой; *вс* 3—5 мкм толщ.

Ультраскульптура различна у исследованных образцов — от сетчатой (табл. III, *1*) с клетками 30—75 мкм дл. и ребрами 35—50 мкм толщ. до бороздчато-сетчатой (табл. III, *2*) с клетками 45—70 мкм дл. и ребрами 3.0—4.0 мкм толщ., килеватыми или почти гладкими.

Исследованные образцы: Nepal: Gosainkunda, K. K. Shrestha 111 (LE); Sikkim: C. B. Clarke 25851 (LE); Naga Hills, C. B. Clarke 41322 (LE).

C. fasciculatus (рис. 3, *2*). Экзотеста 10.5—13 мкм толщ.; *нтс* 2.0—4.0 мкм толщ., слабоволнистая; *рс* сравнительно тонкие, до 5.0 мкм толщ., узколинзовидные, с отчетливой ножкой, часто также с перетяжкой и поровыми канальцами в средней части; *вс* 2—4 мкм толщ.

Ультраскульптура (табл. III, *3, 4*) изогнутобороздчато-сетчатая, клетки эпидермы 35—65 мкм дл., расположены по спирали вдоль семени, ребра 4.0—4.5 мкм толщ., местами килеватые.

Исследованные образцы: Yunnan: J. F. Rock 11682 (K); Yunnan: E. E. Maire (W); Delavay 4260 (P).

C. lichiangensis (рис. 3, *3*). Экзотеста 10—11 мкм толщ.; *нтс* 2.0—3.0 мкм толщ., слабоволнистая; *рс* тонкие, до 5.0 мкм толщ., от узко-обратнояйцевидных с выемкой до клиновидных с выемкой, в основном с ножкой, иногда с перетяжками и поровыми канальцами в середине; *вс* тонкий, 2—3 мкм толщ.

Ультраскульптура (табл. III, *5, 6*) прямобороздчатая, клетки эпидермы 50—85 мкм дл., расположены по спирали вдоль семени, ребра 4.5—5.5 мкм толщ., килеватые или с центральной бороздкой.

Исследованный образец: Yunnan: T. T. Yu 10756 (E).

C. hookeri (рис. 3, *4*). Экзотеста 8.5—10.5 мкм толщ.; *нтс* 1.3—3.0 мкм толщ., слабоволнистая; *рс* 5—6 мкм толщ., от обратнояйцевидных с выемкой до сердцевидных, почти без пор, иногда с ножкой; *вс* узкий, до 4 мкм толщ.

Ультраскульптура (табл. III, *7, 8*) прямобороздчатая, клетки эпидермы 50—90 мкм дл., расположены по спирали вдоль семени, ребра 2.0—3.5 мкм толщ., килеватые.

Исследованные образцы: Nepal: Gosainkunda, K. K. Shrestha 146 (LE); Yunnan: T. T. Yu 10826 (BM); Schneider 3304 (K).

Обсуждение

По признакам анатомического строения семенной кожуры род *Cyananthus* вместе с *Ostrowskia* был отнесен А. А. Беляевым (1984а) в отдельную группу в сем. *Campanulaceae*. Основным аргументом послужила особая (клиновидная) форма утолщений радиальных стенок клеток экзотесты. Результаты настоящего более широкого исследования семян в роде *Cyananthus* показали, что форма утолщений радиальных стенок экзотесты неодинакова в пределах рода, в связи с чем рассматриваемый род, возможно, не является обособленным по анатомии семенной кожуры. Как и предыдущие авторы (Беляев, 1984б; Haridassan, Mukherjee, 1987), мы не выявили специфических родовых особенностей и в ультраскульптуре поверхности семенной кожуры *Cyananthus*.

В результате проведенного исследования в роде *Cyananthus* обнаружено разнообразие анатомического строения семенной кожуры, в основном структуры экзотесты, проявляющееся в различии формы и толщины наружной тангенциальной стенки, характера утолщений радиальных и внутренних тангенциальных стенок. Показано также большее, чем отмечалось для этого рода ранее (Haridassan, Mukherjee, 1987), варьирование ультраскульптуры поверхности семенной кожуры, которое, очевидно, уступает по размаху варьированию ее структуры; выделены 3 типа и 4 варианта ультраскульптуры семенной кожуры, для большинства исследованных видов характерна изогнутобороздчато-сетчатая ультраскульптура.

Все секции и многие виды рода *Cyananthus* имеют характерное сочетание признаков анатомического строения и ультраскульптуры семенной кожуры. Однако, в связи с тем что эти признаки повторяются в разных секциях, они редко могут быть использованы для диагностики и должны рассматриваться в таксономических исследованиях рода как дополнительные.

Секция *Cyananthus*, однако, может быть диагностирована по наличию лигнифицированных утолщений на внутренней тангенциальной стенке экзотесты. Все виды секции *Cyananthus* характеризуются, кроме того, волнистой наружной тангенциальной стенкой клеток экзотесты, которая сильно вдается в полость клетки. Особенности строения семенной кожуры — неоднородность внутреннего слоя, очень тонкая наружная стенка клеток экзотесты — указывают на обособленное положение вида *C. sherriffii* в данной секции и возможность его помещения в отдельный надвидовой таксон, вероятно, секцию. Вид *C. microphyllus* также занимает несколько изолированное положение в секции по анатомии семенной кожуры: для него характерны линзовидные на поперечном срезе семени радиальные стенки экзотесты и более крупные утолщения внутренней тангенциальной стенки. Каждый вид данной секции имеет особую комбинацию признаков ультраскульптуры семенной кожуры, главным образом толщины и изогнутости ребер, а также наличия и выраженности вторичной скульптуры (отсутствует у *C. microphyllus*).

Секция *Stenolobi* оказалась неоднородной не только по признакам цветка и пыльцевых зерен, но и по анатомии семенной кожуры. В ней можно выделить 2 группы видов. У 1-й (*C. incanus, C. delavayi, C. longiflorus*) радиальные стенки экзотесты на срезе линзовидные и яйцевидные, наружная тангенциальная стенка волнистая. У 2-й группы видов (*C. flavus, C. leiocalyx, C. macrocalyx, C. spathulifolius, C. formosus*) радиальные стенки экзотесты на срезе сердцевидные, наружная тангенциальная стенка в основном слабоволнистая. Ультраскульптура семенной кожуры в данной секции довольно однообразна. Две отмеченные выше группы видов различаются по признаку вторичной скульптуры: у видов 1-й группы она отсутствует или едва заметна, у видов 2-й — хорошо или слабо выражена.

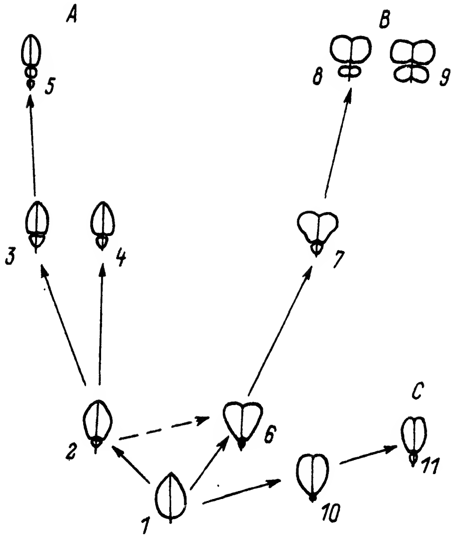
По анатомии семенной кожуры виды *C. leiocalyx* и *C. macrocalyx* оказались сходными. Они оба отличаются от *C. spathulifolius*; *C. leiocalyx*, кроме того, обособлен в этой группе видов вследствие неоднородности внутреннего слоя семенной кожуры. При исследовании выявлены особенности ультраскульптуры семенной кожуры у каждого вида. По-видимому, все 3 названных таксона являются самостоятельными видами.

Две рассмотренные секции не различаются отчетливо по ультраскульптуре поверхности семенной кожуры, хотя для видов секции *Cyananthus* характерна бороздчато-сетчатая ультраскульптура в основном с прямыми ребрами, а для видов секции *Stenolobi* — с изогнутыми ребрами. Кроме того, в 1-й секции клетки экзотесты достигают большей длины, чем во 2-й. а ребра более утолщены.

Виды секции *Annui* очень сходны по ультраскульптуре поверхности семенной кожуры и вместе с тем четко отличаются по данному признаку от первых 2

Рис. 4. Возможные направления изменения формы утолщений радиальных стенок экзотесты в процессе эволюции рода *Cyananthus*.

1 — C. microphyllus; 2 — C. incanus; 3 — C. delavayi; 4 — C. inflatus; 5 — C. fasciculatus; 6 — C. sherriffii; 7 — C. formosus; 8 — C. flavus; 9 — C. macrocalyx; 10 — C. hookeri; 11 — C. lichiangensis.



секций. Для них характерны клетки эпидермы, вытянутые по спирали вдоль семени, и узкие ребра. Ультраскульптура при этом разнообразна — от бороздчато-сетчатой (редко сетчатой) до бороздчатой.

По анатомическому строению семенной кожуры виды секции *Annui* обнаруживают сходство с видами 1-й группы в секции *Stenolobi* (*C. incanus* и др.). Более обособленное положение занимает вид *C. lichiangensis*, для которого характерна не встречающаяся у других видов форма утолщений радиальных стенок — на срезе узко-обратнояйцевидная и клиновидная с выемкой. Вид *C. hookeri* сходен как по анатомии, так и по поверхности семенной кожуры с *C. lichiangensis*, но обладает и характерными особенностями: форма утолщений радиальных стенок на срезе довольно правильная, обратнояйцевидная, с выемкой, почти без пор; ребра, видимые с поверхности семени, наиболее тонкие среди всех изученных видов. Эти черты строения семенной кожуры подтверждают возможность помещения данного вида в отдельный надвидовой таксон в пределах рода.

Несмотря на показанное варьирование в пределах рода *Cyananthus* структуры семенной кожуры (включая морфологию поверхности), нужно отметить однотипность ее строения. Возможно, это связано с одинаковыми способами диссеминации у разных видов (по-видимому, с помощью ветра и водных потоков), что определяется в свою очередь их произрастанием в сходных, экологически узкообособленных условиях высокогорий, в одном высотном поясе.

На основании полученных данных можно сделать некоторые предположения относительно возможных направлений эволюции семенной кожуры в роде *Cyananthus*. Заметным изменениям подверглись форма наружной тангенциальной стенки клеток эпидермы (экзотесты) и характер вторичных утолщений радиальных стенок этих клеток. По-видимому, волнистая, сильно утолщенная и глубоко вдающаяся в полость клеток наружная тангенциальная стенка и линзовидно-утолщенные радиальные стенки эпидермы без пор, характерные для *C. microphyllus*, могут рассматриваться как примитивные. Форма наружной тангенциальной стенки клеток эпидермы изменялась от волнистой до слабоволнистой (и более тонкой); это сопровождалось редукцией утолщений на внутренней тангенциальной стенке и появлением разнообразных форм утолщений радиальных стенок. С одной стороны (направление *А*), от линзовидных радиальных стенок без пор (*C. microphyllus*; рис. 4, *1*) могли возникнуть линзовидные, обратнояйцевидные (а также клиновидные) радиальные стенки эпидермы с поровыми канальцами (рис. 4, *2*), далее — узколинзовидные и узко-обратнояйцевидные (рис. 4, *3*), а также грибовидные (рис. 4, *4*) с поровыми канальцами и перетяжками, затем узколинзовидные с ножкой, поровыми канальцами и перетяжками (рис. 4, *5*). С другой стороны, изменение радиальных стенок клеток эпидермы (направление *В*) связано с переходом от линзовидных радиальных стенок без пор (рис. 4, *1*) к сердцевидным с редкими порами (рис. 4, *6*) (возможно, через обратнояйцевидную форму) и к сердцевидным с небольшими перетяжками и плохо заметными поровыми канальцами (рис. 4, *7*), далее к сердцевидным и равномерно утолщённым с хорошо выраженными перетяжками и поровыми канальцами (рис. 4, *8*, *9*).

По-видимому, еще одно направление изменения формы утолщений радиальных стенок эпидермы (направление *C*) связано с формированием типов утолщений, характерных для *C. hookeri* и *C. lichiangensis*, — обратнояйцевидных с выемкой и без пор (рис. 4, *10*), затем узко-обратнояйцевидных и клиновидных с выемкой и перетяжкой (рис. 4, *11*).

Изменение формы утолщений радиальных стенок клеток эпидермы происходило одновременно с увеличением в них числа пор и появлением перетяжек (сужений) в местах поровых канальцев; тем самым обеспечивался более тесный контакт между эпидермальными клетками. У некоторых видов с продвинутой формой семенной кожуры (*C. flavus*, *C. macrocalyx*) радиальные стенки клеток эпидермы бывают очень сближенными, а полости клеток — щелевидными. Направления *A* и *C* изменения структуры семенной кожуры, связанные с переходом к однолетним видам рода, сопровождались, кроме того, утоньшением радиальных стенок эпидермы.

Ультраскульптура поверхности семенной кожуры, вероятно, менялась в процессе эволюции рода и переходила от сетчатой и бороздчато-сетчатой к бороздчатой; расположение клеток эпидермы по спирали вдоль семени, характерное для однолетних видов из секции *Annui*, очевидно, вторично.

Наличие у *C. microphyllus* и близких видов примитивных черт в строении семенной кожуры свидетельствует о том, что секция *Cyananthus* является наиболее древней. Секция *Annui*, объединяющая однолетние виды рода, а также секция *Stenolobi* характеризуются эволюционно продвинутым строением семенной кожуры и являются, вероятно, более молодыми. Изменение жизненной формы (переход от многолетних форм к однолетним) сопровождалось наиболее значительными изменениями ультраскульптуры семенной кожуры, а также морфологии семени.

За ценные советы, полученные при подготовке этой статьи, авторы приносят глубокую благодарность А. П. Меликяну, а за помощь в работе на СЭМ благодарят инженеров Н. В. Ченцову и Л. А. Карцеву.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян Е. М. Палиноморфология семейств *Campanulaceae*, *Sphenocleaceae* и *Pentaphragmataceae* // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 8. С. 1003—1010. — *Аветисян Е. М.* Палинология надпорядка *Campanulaneae*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук АН АрмССР. Ереван, 1988. 34 с. — *Беляев А. А.* Ультраскульптура поверхности и некоторые морфологические характеристики семян представителей сем. *Campanulaceae* // Бот. журн. 1984а. Т. 69. № 7. С. 890—898. — *Беляев А. А.* Анатомия семян некоторых представителей сем. *Campanulaceae* // Бот. журн. 1984б. Т. 64. № 5. С. 585—594. — *Данилова М. Ф., Немирович-Данченко Е. Н., Комар Г. А., Лодкина М. М.* Некоторые направления структурной эволюции семян однодольных // Бот. журн. 1990. Т. 76. № 6. С. 755—773. — *Колаковский А. А.* Карпология колокольчиковых (*Campanulaceae*) и вопросы таксономии // Бот. журн. 1991. Т. 71. № 9. С. 1155—1165. — *Меликян А. П.* Значение признаков строения семенной кожуры для видовой таксономии (на примере рода *Alisma* L.) // Уч. зап. Ереванск. гос. ун-та. Естеств. науки. 1968. № 2. С. 158—161. — *Оганесян М. Э.* Систематика представителей родов *Campanula* L., *Symphyandra* A. DC. Южного Закавказья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1982. 26 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система Магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Agardh J. G.* Theoria systematic Plantarum. Lund, 1858. 404 p. — *Barthlott W.* Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. P. 345—355. — *Bentham G., Hooker J. D.* Genera Plantarum. Vol. 2. Londini, 1876. 557 p. — *Chuang T., Heckard L. R.* Seed coat morphology in *Cordylanthus* (*Scrophulariaceae*) and its taxonomic significance // Amer. J. Bot. 1972. Vol. 59. N 3. P. 258—265. — *Corner E. H. J.* Seeds of Dicotyledons. Vol. 1. Cambridge: Univ. Press, 1976. 312 p. — *Cowan J. M.* Concerning the genus *Cyananthus* // New Fl. Silva. 1938.

Vol. 10. N 2. P. 108—110. — *Dunbar A.* On pollen of *Campanulaceae* and related families with special reference to the surface ultrasculpture. Pt I. *Campanulaceae*: subfam. *Campanuloideae* // Bot. Not. 1975. Vol. 128. N 1. P. 73—101. — *Dunbar A.* Pollen morphology in *Campanulaceae*. 4 // Nord. J. Bot. 1984. Vol. 4. N 1. P. 1—19. — *Franchet M. A.* Le genre *Cyananthus* // Journ. Bot. (Paris). 1887. Vol. 1. P. 241—247. — *Gesolt A.* The seed tegument of some *Campanulaceae*; a SEM study // Adansonia. 1980. Vol. 19. N 3. P. 307—318. — *Hara H., Chater A. O., Williams L. H. J. Cyananthus* // An enumeration of the flowering plants of Nepal. London: British Museum, 1982. Vol. 3. P. 51—52. — *Haridassan V. K., Mukherjee P. K.* Seed surface features of some members of the Indian *Campanulaceae* // Phytomorphology. 1987. Vol. 37. N 4. P. 277—285. — *Hong D. Y., Ma L. M.* Systematics of the genus *Cyananthus* // Acta Phytotax. Sin. 1991. Vol. 29. N 1. P. 25—49. — *Lian Y. S. Cyananthus* // Fl. Rep. Pop. Sin. 1983. Vol. 73. N 2. P. 5—28. — *Schonland S. Campanulaceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1889. Vol. 4. N 5. S. 40—70. — *Thulin M.* The genus *Wahlenbergia* (*Campanulaceae*) in tropical Africa and Madagascar. Upsala, 1975. 223 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 XII 1991

SUMMARY

Seed coat anatomy and ultrasculpture of 17 species of *Cyananthys*, belonging to all four sections, are investigated by LM and SEM. The results revealed little diversity in the anatomical structure of seed coat, variation concerns mainly the exotesta. Three types of seed coat ultrasculpture are recognized: reticulate, reticulate-striate (in majority of the species) and striate. All sections and most of the species have the characteristic combination of features of seed coat anatomy and ultrasculpture. Possible trends in the seed coat evolution in *Cyananthus* are shown. Primitive features in seed coat anatomy (the elliptic form of radial wall thickenings lacking pores and wavy outer walls) and in ultrasculpture (the striate-reticulate ornamentation with broad ribs) allow to regard the section *Cyananthus* as the ancient one.

УДК 581.5
© 1992

К. А. Куркин

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ЛУГОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

K. A. KURKIN. THE ECOLOGICAL FACTORS OF DIFFERENTIATION OF MEADOW VEGETATION

Ведущие экологические факторы дифференциации лугового типа растительности определяются гидрологическими и геохимическими особенностями ландшафтов, а также положением в ландшафтно-экологических рядах. Рассмотрены ведущие экологические факторы дифференциации луговой растительности и ее основные ландшафтно-экологические ряды (а также зональные изменения) суходольных, низинных, краткопоемных, долгопоемных, солонцовых, солончаковых (галофитных), горных (петрофитных) и высокогорных (альпийских и субальпийских) лугов.

Показано, что не только особенности экотопов определяют луговую растительность, но и последняя, преобразуя условия произрастания, оказывается существенным дифференцирующим фактором. Так, высокотравные синузии, создавая условия сильного затенения, исключают из ценозов синузии низкорослых гелиофилов, а галофиты, избирательно поглощая из грунтовых вод соли, преобразуют химизм засоления почв.

Луговой тип растительности в основном имеет антропогенный характер: его первоначальный экологический ареал в результате деятельности человека был существенно расширен за счет прежде всего лесной растительности (Еленевский, 1936). Широта современного экологического ареала луговой растительности в сочетании с относительно невысокой средопреобразующей способностью определяет экотопичность ее дифференциации.

Для анализа этой дифференциации А. П. Шенников (1941) предложил эколого-морфологический метод, согласно которому к экологическим типам местообитаний приурочены соответствующие экоморфы. В принципе возражений против этого метода нет. Однако связь между экоморфами и экотопами неоднозначна: один и тот же экотоп может характеризоваться различными экоморфами, а экоморфы эвритопов практически не сопряжены с определенными экотопами. Положение усугубляет дедуктивный подход к выделению экоморф, притом в основном лишь по надземной части растений без должного учета особенностей их корневых систем и ритмов сезонного роста. Поэтому мы считаем, что выделение экоморф следует вести индуктивно: сначала выявлять индикаторы соответствующих экотопов и лишь затем в порядке обобщения устанавливать характерные для них экоморфы.

Если дедуктивно-экоморфный подход «отрывает» растительность от среды, то топологический (Дмитриев, 1941; и др.) «отрывает» среду от растительности, в результате чего экологическая дифференциация может быть сведена к распределению растительности по типам местоположений.

Критикуя обе эти крайности, Л. Г. Раменский (1953 : 36) в своей последней статье, опубликованной уже посмертно, писал: «...при экологическом подходе... исследователь связывает растительность не с южными, северными склонами и т. п., не с топологией, а апеллирует к вероятным в данных конкретных условиях различиям водного, питательного и других режимов, ибо только с ними непосредственно и единообразно связаны растительность и биоценоз в целом». Таким образом, экологические факторы — это прямодействующие факторы местообитания, непосредственно определяющие растительность, которая оказывается «оценщиком» их экологической значимости (Миркин, 1985; Куркин, 1987). Поэтому экологическую значимость градаций прямодействующих факторов невозможно оценить в отрыве от реакции на них растительности.

Набор и взаимосвязь экологических факторов, дифференцирующих луговую растительность, а также особенности их совокупного действия на растительность определяются гидрологией и геохимией ландшафтов (Куркин, 1965, 1967а, 1970, 1976, 1987).

В лесной зоне европейской части бывшего СССР преобладает 2 класса ландшафтов — материковый и пойменный. Материковые луга в свою очередь разделяются на суходольные, развивающиеся на положительных элементах рельефа с атмосферным типом водного питания, и низинные, развивающиеся на отрицательных формах рельефа с дополнительным водным питанием за счет грунтовых вод (и поверхностного стока с суходолов). Однако различия между ними не только гидрологические, но и геохимические: суходольные луга приурочены к элювиальной зоне выноса элементов питания, зоне прогрессирующего обеднения почв, а низинные — к зоне их аккумуляции или транзита (Полынов, 1952; Глазовская, 1964; Перельман, 1966; Пономарева, 1972; и др.). Поэтому факторы экологической дифференциации растительности суходольных и низинных лугов различны.

Суходольные луга принято дифференцировать гидрологически на абсолютные, нормальные и т. д. Однако более кардинальна их геохимическая дифференциация на экологические ряды по типам почвообразующих пород.

Первый ряд — боровой псаммофитно-пустошный — приурочен к бедным флювиогляциальным и древнеаллювиальным пескам. Его индикаторы: *Festuca ovina* L., *Artemisia campestris* L., *Trifolium arvense* L., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench., *Herniaria glabra* L., *Jasione montana* L., *Corynephorus canescens* (L.) Beauv., *Scleranthus perennis* L., *Hieracium pilosella* L., *Rumex acetosella* L., *Carex ericetorum* Poll., *Nardus stricta* L., *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur. (Юркевич и др., 1976; Василевич, 1988; Степанович, 1988; и др.). При переходе из лесной зоны в лесостепную такие виды, как *Festuca ovina, Lerchenfeldia flexuosa* и *Nardus stricta*, выпадают и замещаются *Koeleria glauca* (Schrad.) DC., *Festuca beckeri* (Hack.) P. Smirn. и *F. sulcata* (Hack.) Nym., а луга из пустошных трансформируются в псаммофитно-остепненные. При дальнейшем переходе к степной зоне они трансформируются в псаммофитные степи с *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel., *Secale sylvestre* Host. и *Stipa joannis* Celak. (Смирнов, 1958).

Второй геохимический ряд суходольных лугов — лемнофитный — приурочен к суглинистым бескарбонатным грунтам с оподзоленными почвами. Его индикаторы: *Cynosurus cristatus* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Campanula patula* L., виды рода *Alchemilla, Festuca rubra* L., *F. pratensis* Huds., *Carex pallescens* L., *Phleum pratense* L., *Trifolium pratense* L., *Centaurea jacea* L., *Prunella vulgaris* L., *Veronica chamaedrys* L. и др. С продвижением к югу луга этого ряда трансформируются в остепненные с *Filipendula hexapetala* Gilib. и далее — в луговые степи.

Третий геохимический ряд суходольных лугов, приуроченный к карбонатным почво-грунтам, в европейской части бывшего СССР не выражен, [1] а на территории лесной зоны Западной Сибири он является преобладающим. Его индикаторы: *Lathyrus pisiformis* L., *Vicia megalotropis* Ledeb., *Crepis sibirica* L., *Seseli libanotis* (L.) Koch., *Geranium pratense* L., *Lilium martagon* L., *Serratula coronata* L.,

---

[1] Это связано прежде всего с тем, что почвы данного ряда в лесной зоне наиболее плодородны и потому практически полностью распаханы (например, в Юрьевском Ополье). Кроме того, в европейской части бывшего СССР в связи с расчлененностью рельефа и обилием осадков почвы, развившиеся на карбонатных породах, подверглись в голоцене оподзоливанию и стали конвергировать с почвами бескарбонатного ряда (Перельман, 1966).

Brachypodium pinnatum (L.) Beauv., *Paeonia anomala* L. и др. Травостои этих лугов высокорослые, напоминающие субальпийские (Шенников, 1941; Куркин, 1957). К югу западносибирские суходолы обогащаются лугово-степными элементами (*Peucedanum morisonii* Bess., *Lathyrus tuberosus* L., *Phleum boehmeri* Wib., *Medicago falcata* L., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Filipendula hexapetala, Artemisia latifolia* Ledeb. и др.). Остепнение усиливается солонцеватостью почв (Куркин, 1957, 1970, 1976).

Граница между суходольными и низинными лугами и гидрологически, и геохимически весьма условна. Поэтому белорусские ботаники предложили выделить переходную зону суходольно-низинных лугов (Юркевич и др., 1988). К ней они относят сыроватые и сырые щучковые и мелкоосоковые луга. Переходный характер этих лугов предопределяет многофакторность их экологической дифференциации. На сыроватых лугах дифференцируются окончания суходольных геохимических рядов, связанные с механическим составом почв. Конечным звеном псаммофитно-пустошного ряда являются сыроватые белоусово-щучковые луга на песчаных почвах, а конечным звеном лемнофитного ряда — «листвяговые» луга с *Geum rivale* L., *Polygonum bistorta* L., *Trollius europaeus* L. и др. на тяжелых почвах.

Ступенью ниже располагаются сырые щучники с *Juncus filiformis* L. и мелкими осоками. Здесь дифференциация, связанная с механическим составом почв, проявляется уже слабо. Зато четко выражена дифференциация, связанная с различиями степени переменности увлажнения. Индикаторами стабильного грунтового увлажнения являются *Carex flava* L., и *Agrostis canina* L., переменного — *Agrostis stolonifera* L. и *Beckmannia eruciformis* (L.) Host., резко переменного — *Eleocharis palustris* (L.) R. Br., *Alopecurus ventricosus* Pers., *Carex melanostachia* Bieb. Поскольку к югу переменность увлажнения возрастает, последние 3 вида распространяются далеко на юг, где приурочены к степным подам и полупустынным лиманам.

Доминирование *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. и *Carex nigra* Reichard в значительной мере связано с выпасом, поэтому экологическая специфика образуемых ими ценозов индицируется содоминантами (Балашов и др., 1988).

Особо следует выделить делювиальные луга проточно-грунтового увлажнения. Для них характерно необычное сочетание *Deschampsia cespitosa* и *Carex cespitosa* с *Festuca pratensis* и *Agrostis gigantea* Roth.

Основными доминантами собственно низинных лугов (болотно-лугового увлажнения) являются *Carex acuta* L. и *C. cespitosa* L. Однако они имеют весьма широкую экологическую амплитуду доминирования. Поэтому экологическая дифференциация формируемых ими ценозов индицируется содоминантами[2] (Балашов и др., 1988; Куркин, Левицкая, 1989). Ведущим направлением этой дифференциации является совмещенный градиент переменности увлажнения и богатства почв. Индикатором бедных почв и стабильного грунтового обводнения является *Carex rostrata* Stockes. Далее по мере увеличения богатства почв и переменности обводнения следуют *Carex vesicaria* L. ⟶ *C. vulpina* L. ⟶ *C. disticha* Huds.

В поймах рек к экологическим факторам, дифференцирующим луговую растительность, добавляются поемность и аллювиальность. Основное значение здесь имеет поемность, поскольку с ее возрастанием в той или иной мере возрастают и степень увлажнения, и аллювиальность, становится более тяжелым механический состав почв и, наконец, изменяется структура ценозов в сторону увеличения высоты и проективного покрытия травостоев. Поэтому резкие флористические отличия краткопоемных лугов от средне- и долгопоемных являются функцией различий не только поемности, но и всего комплекса сопряженных с ней изменений экотопических и ценотических факторов (Куркин и др., 1986; Куркин, 1987, 1988, 1989; Куркин, Левицкая, 1989).

---

[2] Степень увлажнения и его переменность в случае дернистоосочников хорошо индицируются по высоте и форме кочек *Carex cespitosa* (Куркин, 1954, 1957, 1967б).

На краткопоемных лугах дифференцирующими растительность факторами являются механический состав и pH почв. Универсальными индикаторами песчаных почв могут служить *Sedum acre* L., *Berteroa incana* (L.) DC., *Rumex acetosella, Artemisia campestris* L., а также *Potentilla argentea* L. Однако если для прирусловых песков с нейтральной реакцией характерны степные элементы (*Medicago falcata, Festuca sulcata, Artemisia austriaca* Jacq.), то для притеррасных песков — пустошные (*Agrostis tenuis* Sibth., *Hieracium pilosella, Nardus stricta* и др.). Для краткопоемных лугов с суглинистыми почвами характерны *Festuca pratensis, Thalictrum minus* L., *Bunias orientalis* L. и др. Наконец, для краткопоемных лугов с двуслойными почвами (сверху маломощный слой аллювиального суглинка, ниже — песок) помимо примеси вышеперечисленных псаммофилов и лемнофилов (в соотношении, пропорциональном мощности верхнего суглинистого слоя) характерны такие виды, как *Astragalus danicus* Retz., *Koeleria delavignei* Czern. ex Domin., *Trifolium montanum* L. и др.

Краткопоемные луга зональны, хотя и в меньшей степени, чем суходольные. С продвижением к северу остепненность их исчезает, а в тундровой зоне отмечается их отундровение. При движении к югу степень остепнения определяется гранулометрическим профилем почв: 1) прирусловые псаммофитно-остепненные луга трансформируются в псаммофитные степи с *Festuca sulcata, Artemisia austriaca* и *Poa bulbosa* L., к которым на особо краткопоемных уровнях присоединяются *Stipa pennata* subsp. *sabulosa* (Pacz.) Tzvel. и *Chondrilla juncea* L.; 2) притеррасные псаммофитно-пустошные луга сменяются псаммофитными степями с обилием житняков (*Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv., *A. tanaiticum* Nevski), однолетников (*Bromus squarrosus* L., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Trifolium arvense* L.), местами со *Scorzonera ensifolia* Bieb., *Scirpoides holoschoenus* (L.) Sojak, а при подъеме к надпойменной террасе — с *Secale sylvestre* и *Leymus racemosus* subsp. *sabulosus* (Bieb.) Tzvel.; 3) на двуслойных почвах остепненные луга трансформируются в степи, близкие по составу к псаммофитным, но с обилием *Eremogone longifolia* (Bieb.) Fenzl., *Potentilla bifurca* L. и *Eryngium planum* L.; 4) на суглинистых почвах луга сохраняют свой мезоморфный облик, но за счет суккулентов (*Scorzonera cana* (C. A. Mey.) Griseb. (= *S. runcinata* Pall.), *S. stricta* Hornem. (*S. marschalliana* auct.), *S. austriaca* Willd., виды родов *Tragopogon* и *Lactuca*). На особо краткопоемных ступенях остепнение проявляется более резко: преобладают *Festuca sulcata, Artemisia austriaca, Agropyron pectinatum.*

Ведущим фактором дифференциации среднепоемных и долгопоемных лугов является аллювиальность. Так, в Окской пойме можно выделить 4 экологических ряда этих лугов: 1) деятельно аллювиальный с супесчаным аллювием [(Bromopsis inermis + Artemisia procera + Calamagrostis epigeios) ⟶ (Artemisia procera + Salix triandra + Phalaroides arundinacea)]; 2) деятельно аллювиальный с суглинистым аллювием [(Bromopsis inermis + Agropyron repens + Phalaroides arundinacea) ⟶ (Phalaroides arundinacea)]; 3) умеренно аллювиальный [(Phleum pratense + Agropyron repens + Festuca pratensis) ⟶ (Carex vulpina + Poa palustris + Ranunculus repens)]; 4) очень слабо аллювиальный [(Deschampsia cespitosa) ⟶ (Carex vesicaria + C. cespitosa + Filipendula ulmaria)].

Среднепоемные и долгопоемные луга интразональны: с движением и к северу (вплоть до тундровой зоны), и к югу (до пустынной) приуроченные к ним ценозы не выходят за пределы лугового типа. Степень их интразональности пропорциональна степени их аллювиальности. Так, ценозы деятельно аллювиальных лугов при движении к северу изменяются мало, и лишь в тундровой зоне в этих лугах появляется зональный доминант — *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. (Чупров, 1987). С движением к югу (в степной зоне) деятельно аллювиальные кострецовые (*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub.) луга изменяются мало, а монодоминантные канареечниковые сменяются полидоминантными с *Carex melanostachia, Eleocharis palustris* (L.) R. Br. и *Beckmannia eruciformis* L. Однако их флористический состав (за исключением смены доминантов) изменяется мало.

Ценозы умеренно аллювиальных лугов испытывают более существенные изменения: из травостоев полностью выпадают рыхлокустовые злаки (*Phleum pratense* и *Festuca pratensis*), а их место занимают *Alopecurus pratensis* L., *Carex praecox* Schreb. и *Inula britannica* L. Кроме того, в травостои внедряются такие виды остепненных лугов, как *Phlomis tuberosa* L., *Eryngium planum*, *Artemisia pontica* L. и *Lathyrus tuberosus* L. На солонцеватых почвах остепненность проявляется более резко: появляются *Glycyrrhiza glabra* L. и *Eremogone longifolia*, возрастает обилие *Artemisia pontica* и *Eryngium planum*. Притеррасье в степной зоне характеризуется солончаковатостью (появляются *Juncus gerardii* Loisel. и *Triglochin maritima* L., обильны *Geranium collinum* L. и др.).

Однако дифференцирующая роль факторов солонцовости и солончаковости гораздо более резко и четко проявляется в лесостепи Западной Сибири, и особенно в Барабинской лесостепи. Дифференциация растительности в зависимости от степени солонцовости здесь наиболее ярко выражена в районах гривно-солонцового ландшафта по ходу профилей от вершин грив до межгривных понижений.

1. На вершинах грив с выщелоченными черноземовидными почвами наблюдаются коротконожково-наземновейниково-разнотравные ценозы с преобладанием лугово-лесного разнотравья (*Filipendula ulmaria, Rubus saxatilis* L., *Thalictrum simplex* L., *Geranium pratense* и др.) и с небольшой примесью лугово-степного (*Peucedanum morisonii, Pulsatilla patens, Lathyrus tuberosus*, местами *Filipendula hexapetala*).

2. При переходе от вершины гривы к склону со слабо и глубоко солонцеватыми черноземовидными почвами явно уменьшается обилие (и «пышность» роста) лугово-лесных элементов, а обилие лугово-степных явно увеличивается, особенно *Filipendula hexapetala* и *Peucedanum morisonii*; появляются также *Stipa joannis* и *Festuca sulcata*.

3. В верхней части склона с глубокостолбчатыми солонцами (горизонт *A* больше 15 см) состав травостоя заметно не меняется, но уменьшаются высота и проективное покрытие.

4. Ниже по склону на среднестолбчатых солонцах (горизонт *A* меньше 15 см) побеги высокорослых видов приобретают «карликовый» вид, лугово-лесные виды исчезают, преобладают лугово-степные (*Festuca sulcata, Koeleria gracilis* Pers., *Carex praecox, C. caryophyllea* Latourr., *Veronica spicata* L., *Potentilla humifusa* Th. Wolf (*P. opaciformis* Th. Wolf) и *Galatella biflora* (L.) Nees.

5. Еще ниже при уменьшении мощности горизонта *A* (надстолбчатого) до 12—13 см из ценоза выпадают такие стержнекорневые виды, как *Peucedanum morisonii* и *Pulsatilla patens*.

6. При мощности горизонта *A*, равной 10—11 см, из ценоза выпадают *Stipa joannis, Medicago falcata* и *Artemisia macrantha*.

7. При мощности горизонта *A*, равной 8—9 см, выпадают *Calamagrostis epigeios, Filipendula hexapetala, Artemisia latifolia, Inula salicina* L., *Trifolium lupinaster* L., *Galium boreale* L. и *G. verum* L., но возрастает обилие солонцовой формы *Agropyron repens*, а также *Carex praecox, Artemisia rupestris* L. и *A.pontica*, появляются *Artemisia nitrosa* Web ex Stechm. и *Leymus paboanus* (Claus) Pilg.

8. Наконец, когда мощность горизонта *A* меньше 2 см (обычно это происходит уже при переходе от склона к межгривному понижению), из ценозов выпадают все виды, кроме *Festuca sulcata* и *Artemisia nitrosa*; к ним сразу в большом обилии присоединяется *Puccinellia dolicholepis* V. Krecz. (Куркин, 1957 и др.).

Таким образом, в противоположность поймам, где наиболее остепненные луга приурочены к вершинам грив, а вниз по склону они сменяются настоящими и далее (в лощинах) болотистыми лугами, в условиях гривно-солонцового ландшафта Барабы остепненность лугов, наоборот, минимальна на вершинах грив и усиливается вниз по склону вместе с увеличением степени солонцовости (уменьшением мощности верхнего надстолбчатого горизонта). Именно поэтому мы и предлагаем остепненные луга на солонцах именовать остепненно-солонцовыми (Куркин, 1957, 1965, 1970, 1976).

Галофитные (солончаковые) луга в Барабинской лесостепи приурочены к так называемым «приболотным поясам». Топологически они являются аналогами лугов европейской части, переходных от суходольных к низинным, так как также характеризуются неглубоким залеганием уровня грунтовых вод. Однако этим их сходство и ограничивается. Геохимически они резко различны. Если в лесной и лесостепной зонах европейской части бывшего СССР в течение голоцена шел неуклонный процесс выщелачивания почв с выносом солей через развитую гидрографическую сеть в бассейны Каспийского и Черного морей, то в Барабинской низменности благодаря ее бессточности бóльшая часть солей лишь перераспределялась и аккумулировалась в приболотных поясах (Базилевич, 1965; и др). Основным «хранилищем» солей здесь являются грунтовые воды. Из-за того, что количество испаряющейся влаги превышает количество осадков, восходящие потоки почвенной влаги явно преобладают над нисходящими (выпотной режим; по: Роде, 1952; и др.). Следствием этого является «подтягивание» солей из грунтовых вод к поверхности почвы. При этом определенное значение имеет уровень грунтовых вод. При близком к поверхности уровне грунтовых вод (менее 50—60 см) преобладает физический процесс капиллярного поднятия солей к поверхности (чисто выпотной режим). При несколько более глубоком положении уровня грунтовых вод соли выносятся на поверхность уже не столько за счет капиллярного поднятия, сколько за счет корневой десукции солевых растворов растительностью, аккумуляции их в надземной части растений и обогащения ими верхних горизонтов почвы при отмирании («десуктивно-выпотной» тип; по: Роде, 1952). Эти различия водно-солевого режима, связанные с уровнем грунтовых вод, находят отражение в дифференциации растительности (Куркин, 1957, 1967а). Однако основное значение в дифференциации растительности солончаковых лугов имеют различия в степени засоления.

1) На очень слабо солончаковатых лугах преобладают гликофитные наземновейниково-крупноразнотравные и канареечниково-крупноразнотравные ценозы с обилием *Filipendula ulmaria, Veronica longifolia* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Geranium pratense, Thalictrum simplex* (лишь с примесью *Galatella biflora*).

2) На умеренно солончаковатых лугах крупное лугово-лесное разнотравье и канареечник выпадают, причем к более повышенным участкам (десуктивно-выпотного типа) приурочены наземновейниково-солонечниковые ценозы, а к более пониженным — красноовсяницевые с *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link, *Artemisia laciniata* Willd., *Peucedanum salinum* Pall. ex Spreng., *Carex diluta* Bieb. и *Primula longiscapa* Ledeb.

3) На луговых солончаках десуктивно-выпотного типа *Calamagrostis epigeios* замещается *Leymus paboanus*, а к *Galatella biflora* добавляются такие луговые галофиты, как *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze и *Plantago cornuti* Gouan. На луговых солончаках выпотного типа *Festuca rubra* выпадает и полное преобладание имеют *Hordeum brevisubulatum* и *Puccinellia dolicholepis*.

4) На «злых» солончаках господствует вид *Artemisia nitrosa* (на десуктивно-выпотных участках к нему присоединяется *Leymus paboanus*).

5) На «соровых» солончаках (по днищам и краям усыхающих соленых озер) среди покрывающих почву солей встречаются заросли однолетних солянок (*Suaeda prostrata* Pall. и *Salicornia herbacea* L.).

Таким образом, из многолетних доминантов солончаковых лугов Барабы вид *Artemisia nitrosa* является наиболее солеустойчивым. Это подтверждается нашими многолетними стационарными исследованиями (1948—1960 гг.): когда в годы многолетней засухи (1951—1955 гг.) концентрация солей в почвенных растворах достигла максимума, прочие многолетние галофиты погибли от засоления (или были сильно угнетены им), вид *Artemisia nitrosa*, наоборот, обильно цвел, пло-

Содержание Cl и SO_4 (% от веса сухой массы) в надземной массе доминантов галофитных лугов Барабинской лесостепи
(по усредненным данным Н. И. Базилевич, 1965)

Вид	Cl	SO_4*
Хлораккумулирующие виды		
Galamagrostis epigeios	0.58	0.34
Leymus paboanus	0.73	0.34
Hordeum brevisubulatum	1.02	0.34
Galatella biflora	1.17	0.33
Aster tripolium	4.12	1.41
Plantago cornuti	6.53	3.54
Suaeda prostrata	8.23	4.11
Salicornia herbaceae	12.14	4.77
Сульфатаккумулирующие виды		
Puccinellia dolicholepis	0.20	0.36
Artemisia nitrosa	0.95	0.90
Limonium gmelinii	2.61	4.77

Примечание. * Пересчет данных по S, %.

доносил, обсеменялся и за счет массового семенного возобновления резко увеличил свое участие в галофитных ценозах.

Дифференцирующая роль химизма засоления особенно четко проявляется на фоне высокой степени засоления на луговых солончаках.

На содовых солончаках основу разреженных травостоев составляет вид *Puccinellia dolicholepis* (на немного приподнятых участках в условиях гривно-солонцового ландшафта к нему присоединяются *Festuca sulcata* и угнетенный вегетирующий вид *Artemisia nitrosa*, а в условиях болотно-солончакового ландшафта — *Saussurea salsa* (Pall.) Spreng. и *Plantago salsa* Pall.).

К луговым солончакам с сульфатным типом засоления грунтовых вод (сульфатов в 2—10 раз больше, чем хлоридов) на «приподнятых» участках (десуктивно-выпотного типа) приурочены ценозы с преобладанием *Leymus paboanus*, *Galatella biflora* и *Plantago cornuti*. Экологическая особенность этих лугов состоит в том, что вопреки явному преобладанию в грунтовых водах сульфатов над хлоридами в самом верхнем слое почвы (0—5 см) содержание хлоридов не уступает содержанию сульфатов (особенно в засушливые годы). Это объясняется явным преобладанием в ценозах хлораккумулирующих видов (см. таблицу). Их надземная масса, отмирая, обогащает верхний слой почвы хлоридами, которые обладают влагоаккумулирующими свойствами (Куркин, 1967а и др.). За счет этого подобные солончаки даже в годы многолетних засух остаются «мокрыми». Это в свою очередь создает благоприятные условия для интенсивного семенного возобновления и роста в годы засух хлораккумулирующих галофитов (*Plantago cornuti*, *Suaeda prostrata*, *Salicornia herbacea*). Таким образом, **хлораккумулирующий фитоценоз создает и поддерживает благоприятный для своего существования солевой режим почвы, в той или иной степени не зависящий от солевого режима грунтовых вод.**

Трансформация галофитными ценозами солевого режима экотопа в благоприятном направлении еще более резко выражена в случае наиболее «злостного» типа луговых солончаков — хлоридного (с преобладанием в грунтовых водах хлоридов, которых в 2—10 раз больше, чем сульфатов). К ним, как это ни парадоксально, приурочены фитоценозы с преобладанием сульфатаккумулирующих галофитов — *Artemisia nitrosa*, *Limonium gmelinii* и *Puccinellia dolicholepis* (см. таблицу). За счет этого направление трансформации фитоценозом солевого режима почвы здесь противоположно предыдущему: несмотря на явное преобладание в грунтовых водах хлоридов, в верхних слоях почвы преобладают сульфаты, формирующие так называемые «пухлые» солончаки. Верхний слой этих солончаков «взрыхлен» множеством кристаллов, представляющих собой соединение сульфатов с кристаллизационной водой ($MgSO_4 \cdot H_2O$, $Na_2SO_4 \cdot 10\,H_2O$), и поэтому в засуху практически не содержит доступной влаги. Синэкологически это дважды целесообразно: во-первых, предотвращает капиллярное подтягивание к поверхности хлоридов, огромное количество которых сконцентрировано в грунтовых водах, а во-вторых, препятствует семенному возобновлению хлораккумулирующих галофитов (*Salicornia, Suaeda, Aster tripolium* L., *Plantago cornuti*), блокируя таким образом биологический вынос хлоридов на поверхность.

Подобные трансформации солевого режима почв фитоценозами отсутствуют на болотно-солончаковых лугах, где уровень засоленных почвенно-грунтовых вод находится у поверхности и преобладают такие виды, как *Juncus gerardii* Loisel., *Alopecurus ventricosus, Triglochin maritima.*

Особый топоэкологический ряд образуют приморские солончаковые луга — марши, приуроченные к побережьям Белого и Балтийского морей (Еленевский, 1936; Матвеева, 1971; и др.). В противоположность солончаковым лугам Барабинской лесостепи, имеющим выпотной солевой режим, приморские луга благодаря обилию осадков имеют, наоборот, промывной режим. Поэтому галофитные ценозы с преобладанием *Juncus gerardii, Triglochin maritima* и *Alopecurus ventricosus* здесь приурочены к самой нижней ступени, непосредственно примыкающей к морю, а далее от моря и чуть выше луговые галофиты (*Juncus gerardii, Triglochin maritima*) лишь вкраплены в гликофитные по сути фитоценозы с преобладанием *Festuca rubra, Carex nigra* и даже *Anthoxanthum odoratum* L. (Матвеева, 1971).

Дифференциацию растительности горных лугов, как правило, связывают с такими топологическими факторами, как высотное положение (высотность), крутизна, форма и экспозиция склонов (Ярошенко, 1950; Уиттекер, 1980; Родионов, 1981; и др.). Однако каждый из этих факторов, являясь косвенно действующим, определяет дифференциацию растительности лишь в той мере, в какой он связан с прямодействующими экологическими факторами. Так, например, градиент высотности в общем и целом однозначно связан лишь с градиентом температур. Однако луговая растительность относительно индифферентна к температурному режиму. Поэтому в широком пределе высот — от предгорий до верхней границы леса — дифференциация луговой растительности определяется в сущности не высотным уровнем, а другими факторами. Лишь выше верхней границы леса — в альпийском поясе — высотный уровень опосредованно через температурный режим становится определяющим.

Другой топологический фактор — крутизна склонов — имеет экологическое значение лишь в той мере, в какой он связан с такими прямодействующими экологическими факторами, как мощность почвы и степень ее защебненности (каменистости).

Вместе с тем такой генеральный для дифференциации луговой растительности экологический фактор, как увлажнение, в горах определяется и климатом региона, и высотным уровнем, и крутизной склона, и его экспозицией, и формой его поверхности, и положением на ней луга. Поэтому совершенно очевидна целесообразность увязать дифференциацию луговой растительности в горах не с каждым из этих топологических факторов, а с увлажнением как таковым, оценивая его интегрально (через растительность) по экологическим таблицам Л. Г. Раменского и др. (1956).

Специфическим экологическим фактором, определяющим дифференциацию луговой растительности в горах, является степень каменистости (защебненности) почв (Раменский, 1953; Игошина, 1960; Шенников, 1964; Сипливинский, 1965; Цобель, 1984; Бедошвили, 1988; и др.). Эколого-ценотические особенности растений, приуроченных к каменистым (защебненным) почвам, мало изучены.

Ценозы петрофитов характеризуются низким проективным покрытием (Сипливинский, 1965; Марков, 1988; и др.). Для петрофитов характерна стенотопность по отношению к субстрату при относительной эвритопности по отношению к увлажнению и температурному режиму. Примером может служить овсяница пестрая *Festuca woronowii* Hack.

Пестроовсяничники разные авторы относили и к высокогорным степям, и к лугам, и к высокогорным пустошам. Для каждой из этих точек зрения находились свои основания: на южных склонах и в более сухих районах пестроовсяничники обогащены степными элементами (*Carex humilis* Leyss., *Festuca sulcata*, *Filipendula hexapetala*), на северных склонах и в более гумидных районах в них много типичных луговых мезофитов, наконец, в верхнеальпийских пестроовсяничниках содоминирует *Nardus stricta* (Бедошвили, 1988). Однако везде остается неизменной приуроченность пестроовсяничников к относительно крутым склонам с маломощными каменистыми почвами (Ярошенко, 1956; Бедошвили, 1988; и др.).

Б. А. Юрцев (1968) предложил разделять виды по их отношению к каменистости почвы на 3 группы: облигатные петрофиты, факультативные петрофиты и непетрофиты. Последние целесообразно именовать петрофобами. Что касается факультативных петрофитов, то к ним, по данным Л. Г. Раменского (1953), следует отнести те бобовые, которые на мощных незащебненных почвах не выдерживают конкуренции в борьбе за свет с широколистным разнотравьем и потому предпочитают разреженные петрофитные ценозы.

Наряду с сильно каменистыми (защебненными) почвами луга на пологих склонах гор и в долинах имеют достаточно мощные и практически незащебненные почвы (Зотов и др., 1987). Фитоценозы этих лугов по составу и структуре мало чем отличаются от соответствующих классов и типов равнинных (материковых) лугов.

Растительность типично петрофитных лугов дифференцируется не только степенью каменистости (защебненности) и увлажнения, но и химизмом почвообразующих горных пород (Игошина, 1960; Шенников, 1964; Раменский, 1971; Зотов и др., 1987). К карбонатным породам приурочены остепненные луга и луговые степи, а к кислым — белоусники и вообще сообщества пустошного типа (Горчаковский, Шиятов, 1977).

В горах хорошо выражены геохимические зоны обеднения и обогащения почв (Голубев, 1964). Альпийский пояс является элювиальной зоной обеднения, а субальпийский пояс и долины горных рек — делювиальной зоной обогащения, в которой почвы характеризуются высокой биологической активностью, обилием элементов питания и pH, близкой к нейтральной (Ярошенко, 1950; Работнов, 1959; Голубев, 1964; Морозов, 1980; Морозов, Белая, 1988). Для этих почв характерно также сочетание стабильного и обильного увлажнения с высокой «аэробностью», морфологически находящей отражение в отсутствии оглеения (Ярошенко, 1950; Голубев, 1964; Агладзе, Зотов, 1987; Урушадзе, 1989). Интенсивный боковой внутрипочвенный поток воды, насыщенный кислородом и элементами минерального питания, выносимыми из вышележащих альпийских зон обеднения, создает оптимальную среду для произрастания, близкую к той, которая создается в условиях гидропоники. Этим, видимо, и определяется феномен высокотравности (крупнотравности): на Кавказе высокотравье достигает 2 м выс. и более (Ярошенко, 1956), крупнотравье на Камчатке — 3—3.5, на Сахалине — 4.5 м выс. (Белая, 1974).

Виды субальпийского высокотравья и дальневосточного крупнотравья весьма требовательны не только к обилию влаги (и элементов питания) в почве, но и к высокой влажности воздуха. Именно поэтому они в условиях Кавказа приурочены к субальпийскому поясу, являющемуся зоной максимальной облачности, а в океанических районах Дальнего Востока спускаются вниз.

Ареал (экологический) высокотравных и крупнотравных лугов определяется также и конкурентными факторами. Эти луга приурочены к местообитаниям, неблагоприятным для произрастания древесной растительности: на Кавказе — у верхней границы леса, а на Камчатке — в долинах рек и в замкнутых горных впадинах, где лесная растительность подавляется обилием снега (Качура, 1974; Морозов, Белая, 1988). Так же ценотически обусловлено и почти полное отсутствие в субальпийском высокотравье и дальневосточном крупнотравье злаков (при отсутствии сенокошения).

Альпийские луга и физиономически, и ценотически являются антиподами высокотравно-крупнотравных: они крайне низкотравны (основная масса травостоя достигает 5—8 см выс.) и характеризуются преобладанием плотнокустовых дернообразующих злаков и осоковых (Ярошенко, 1956). Эта особенность альпийских ценозов определяется и климатически (низкие температуры), и геохимически (приуроченность к зоне обеднения почв). При этом климатический фактор усиливает действие геохимического: низкие температуры снижают биологическую активность почв, обеспеченность их доступными формами элементов минерального питания. С этим связана явная олиготрофность альпийских лугов, ценозы которых наряду с психрофитами включают в себя и такой типичный олиготроф, как *Nardus stricta* (Ярошенко, 1956). Поэтому Р. А. Еленевский (1940) относит альпийские луга к экологическому классу пустошных (Heidenwiesen). Альпийские луга приурочены к гумидным горным регионам. В аридных горных регионах их место занимают криофитные степи (Культиясов, 1982; и др.).

Заключение

Наиболее универсальным экологическим фактором дифференциации луговой растительности является увлажнение. Прочие экологические факторы (pH и гранулометрический профиль почв, их засоление и защебненность, поемность и аллювиальность, температурный режим) имеют для дифференциации луговой растительности более локальное значение.

Конкретный набор экологических факторов дифференциации луговой растительности определяется гидрологией и геохимией ландшафта. В пределах ландшафта луговая растительность, приуроченная к положительным и отрицательным элементам рельефа, дифференцируется различными экологическими факторами. Так, например, в условиях пойменного ландшафта (центральной части поймы) краткопоемные луга, приуроченные к повышенным элементам рельефа, дифференцируются прежде всего по различиям гранулометрического профиля почв, а средне- и долгопоемные луга, приуроченные к более пониженным элементам рельефа, — степенью аллювиальности. Суходольные и низинные луга также дифференцируются по различным экологическим факторам. Это связано с тем, что каждый экологический фактор дифференцирует растительность лишь там, где амплитуда его варьирования достаточно широка и это варьирование экологически значимо для растительности (Куркин, 1987).

Там, где тот или иной экологический фактор достигает лимитирующих значений, он становится превалирующим, т. е. полностью определяет дифференциацию луговой растительности и «затушевывает» воздействие на нее прочих экологических факторов (правило «превалирующего фактора»; по: М. П. Шилов, 1968). Такие превалирующие значения имеют температурный фактор в высокогорной зоне альпийских лугов, фактор засоления — на солончаковых (галофитных) лугах, увлажнения — на низинных и особо долгопоемных, защебненность — на петрофитно-горных.

В зоне превалирования какого-либо экологического фактора луговая растительность дифференцируется по различным типам его проявления. Так, в условиях переувлажнения она дифференцируется по степени переменности переувлажнения, при сильном засолении — по его химизму, при деятельной аллювиальности — по гранулометрическому составу наилков.

Было бы, однако, ошибкой свести всю проблему экологической дифференциации луговой растительности только к одностороннему воздействию экотопических факторов на распределение видов. Необходимо учитывать и обратное средопреобразующее воздействие луговой растительности как целого (или его эдификаторной синузии) на режим экотопов. В этом плане необходимо прежде всего иметь в виду преобразование луговыми фитоценозами светового режима: формирование высокорослыми доминантами сильно затеняющего верхнего яруса, лимитирующего или даже полностью исключающего произрастание более низкорослых светолюбивых видов, сколь бы условия экотопа сами по себе ни были для них благоприятны. Таковы, например, причины практически полного отсутствия злаков в некосимом субальпийском высокотравье или отсутствие таких низкорослых видов, как *Ranunculus repens* и *Agrostis stolonifera*, в сомкнутых кострецово-канареечниковых травостоях на деятельном аллювии.

В подземной сфере столь же существенное экологическое значение имеет перехват дернообразующими видами у глубокоукореняющихся видов влаги осадков и элементов питания. Именно с этим связано «парадоксальное» распределение доминирующих видов в пойме, где на вершинах грив доминируют мелкоукореняющиеся дернообразующие (*Festuca sulcata, F. rubra, Carex praecox, Poa angustifolia, Filipendula hexapetala*), а в лощинах — глубокоукореняющиеся высокорослые (*Bromopsis inermis, Phalaroides arundinacea*) виды.

Даже на галофитно-солончаковых лугах, где, казалось бы, экотоп должен односторонне «диктовать» условия фитоценозу, последний, избирательно поглощая из грунтовых вод соли, преобразует химизм засоления почв в благоприятном для себя направлении. Из всего этого следует, что, прежде чем выделять экологические факторы, дифференцирующие луговую растительность того или иного ландшафта, необходимо выяснить «механизм» этой дифференциации. В противном случае следствие легко принять за причину.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агладзе Г. Д., Зотов А. А. Горные пастбища и сенокосы Кавказа. Тбилиси: Сабгота Сакартвела, 1987. 464 с. — *Базилевич Н. И.* Геохимия почв содового засоления. М.: Наука, 1965. 350 с. — *Балашов Л. С., Сипайлова Л. М., Соломаха В. А., Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Типология лугов Украины и их рациональное использование. Киев: Наукова думка, 1988. 240 с. — *Бедошвили Д. О.* Классификация альпийских лугов Лагодехского государственного заповедника // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1438—1446. — *Белая Г. А.* Некоторые результаты исследований интенсивности транспирации высокотравья Камчатки // Экология. 1974. № 6. С. 16—21. — *Василевич В. И.* Боровые пустоши северо-запада РСФСР, их динамика и положение в классификации растительности // Растительный покров антропогенных местообитаний. Ижевск: Изд-во Удм. ун-та, 1988. С. 121—130. — *Глазовская М. А.* Геохимические основы типологии и методики исследования природных ландшафтов. М.: Изд-во МГУ, 1964. 230 с. — *Голубев И. Ф.* Почвоведение с основами геоботаники. М.: Колос, 1964. 400 с. — *Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г.* Международный симпозиум по высокогорной геоэкологии // Экология. 1977. № 2. С. 107—112. — *Дмитриев А. М.* Луговодство с основами луговедения. М.: Сельхозгиз, 1941. 352 с. — *Еленевский Р. А.* К вопросу о происхождении лугов // Уч. зап. Горьковск. гос. ун-та. 1936. Вып. 5. С. 163—181. — *Еленевский Р. А.* Горные луга Евразии как ландшафтно-географическое явление // Землеведение (Нов. сер.). 1940. Т. 1(41). С. 72—100. — *Зотов А. А., Синьковский Л. П., Шван-Гурийский И. П.* Горные пастбища и сенокосы. М.: Агропромиздат, 1987. 253 с. — *Игошина К. Н.* Особенности растительности некоторых гор Урала в связи с характером горных пород // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 4. С. 533—546. — *Качура Н. Н.* Особенности развития лабазника *Filipendula kamtschatica* (Pall.) Maxim. на Камчатке // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 9. С. 1294—1303. — *Культиасов И. М.* Экология растений. М.: Изд-во МГУ, 1982. 384 с. — *Куркин К. А.* Некоторые биоэкологические особенности осоки дернистой (*Carex caespitosa* L.) // Вестн. МГУ. Биология. 1954. № 12. С. 83—93. — *Куркин К. А.* Луга Барабы и их улучшение. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 148 с. — *Куркин К. А.* О принципах естественной классификации луговых биогеоценозов // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 11. С. 1523—1535. — *Куркин К. А.* Роль экологических, ценотических, антропогенных и ландшафтно-исторических факторов в определении состава галофитных ценозов Барабинской лесостепи // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967а. Т. 72. Вып. 6. С. 68—79. — *Куркин К. А.* Основные эколого-ценотические особенности эдификаторов торфянистых лугов (травяных болот) Барабинской лесостепи // Бот. журн. 1967б. Т. 52. № 1. С. 24—31. — *Куркин К. А.* О филоценогенезе и селектоценогенезе в связи с геохимической эволюцией ландшафтов // Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. М.: Наука, 1970. С. 61—73. — *Куркин К. А.* Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с. — *Куркин К. А.* Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Обоснование ландшафтно-экологических классификаций (по частям поймы) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 12. С. 1605—1616. — *Куркин К. А.* Экологическая классификация пойменных лугов // Вестн. с.-хоз. науки. 1988. № 8. С. 24—31. — *Куркин К. А.* Фитоценотическая конкуренция. Влияние конкуренции на экотопическое распределение видов // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 614—626. — *Куркин К. А., Горягин А. А., Дергунов А. И., Герус И. В.* Ординация растительности пойменных лугов по фактору поемности и индикация степени поемности по растительности // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 8. С. 1023—1034. — *Куркин К. А., Левицкая Г. Е.* Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Разработка единой экологической классификации на основе синтеза ландшафтно-экологических классификаций (по частям поймы) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 373—387. — *Марков М. Вит.* Малолетние растения — компоненты фитоценозов каменистой степи Татарии // Растительный покров антропогенных местообитаний. Межвузовск. сб. науч. тр. Ижевск: Изд-во Удм. ун-та, 1988. С. 105—121. — *Матвеева Е. П.* Приморские луга Прибалтики // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 10. С. 1396—1406. — *Миркин Б. М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с. — *Морозов В. Л.* Структура лабазникового крупнотравья на Камчатке в различных экотопах // Экология. 1980. № 2. С. 31—37. — *Морозов В. Л., Белая Г. А.* Экология Дальневосточного крупнотравья. М.: Наука, 1988. 255 с. — *Перельман А. И.* Геохимия ландшафта. М.: Высшая школа, 1966. 392 с. — *Полынов Б. Б.* Геохимические ландшафты // Геохимические работы. М.: Географгиз, 1952. С. 357—365. — *Пономарева В. В.* Водно-почвенно-экологическая характеристика некоторых типов растительности — леса, луга, компонентов лесостепи // Экология. 1972. № 6. С. 35—47. — *Работнов Т. А.* Что считать лугом? // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 1. С. 35—43. — *Раменский Л. Г.* Об экологическом изучении и систематизации группировок растительности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1953. Т. 58. Вып. 1. С. 35—54. — *Раменский Л. Г.* Избранные работы. Л.: Наука, 1971. 334 с. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с. — *Роде А. А.* Почвенная влага. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 456 с. — *Родионов Б. С.* Об использовании эколого-топографического метода при изучении растительности гор (на примере подпояса лиственного леса в Заилийском Алатау) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 9. С. 1280—1293. — *Сипливинский В. Н.* Флористический анализ высокогорий Баргузинского хребта // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 10. С. 1424—1436. — *Смирнов П. А.* Флора Приокско-террасного заповедника (Тр. Приокско-террасного заповедника. Вып. 2). М., 1958. 248 с. — *Степанович И. М.* О сообществах Corynephoretum canescens и Koelerietum glaucae в бассейне р. Вилии (БССР) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 998—1011. — *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с. — *Урушадзе Т. Ф.* Горные почвы СССР. М.: Агропромиздат, 1989. 272 с. — *Чупров Л. Л.* Экологические особенности формирования луговых фитоценозов в поймах Печоры и Енисея // Проблемы освоения пойм северных рек. М.: Агропромиздат, 1987. С. 200—203. — *Цобель М.* Экологический анализ альварных растительных сообществ Эстонской ССР // Экология. 1984. № 6. С. 15—21. — *Шенников А. П.* Луговедение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. 510 с. — *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 448 с. — *Шилов М. П.* О поливергенции некоторых сообществ поймы р. Клязьмы (на примере костровника) // Матер. Межвузовск. конф. по динамике растительного покрова. Владимир, 1968. С. 106—107. — *Юркевич И. Д., Круганова Е. А., Петручук Н. И.* Естественные кормовые угодья Белорусской ССР // Естественные кормовые ресурсы Советского Союза и перспективы их рационального использования. М.: Изд-во АН СССР, 1976. Т. 2. С. 356—363. — *Юркевич И. Д., Бусько С. Р., Бусько Н. А.* и др. Особенности естественных лугов северо-запада Белоруссии // Ботаника. Сб. науч. тр. Минск: Наука и техника, 1988. Вып. 29. С. 11—28. — *Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 235 с. — *Ярошенко П. Д.* Основы учения о растительном покрове. М.: Географгиз, 1950. 218 с. — *Ярошенко П. Д.* Смены растительного покрова Закавказья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 242 с.

Получено 19 II 1992

SUMMARY

Hydrological and geochemical features of landscapes determine the leading ecological factors influencing the differentiation of vegetation of the meadow type. These ecological factors are also determined by the position of meadows in landscape-ecological series. The leading ecological factors of the meadow type vegetation and its main landscape-ecological series as well as their zonal changes are regarded with reference to upland, lowland, short-flood plain, long-flood plain, solonetz, solontchak (halophytic), mountain (petrophytic) and high-mountain (alpine and subalpine) meadows. Not only the meadow vegetation is determined by ecotope features but this vegetation itself transforms the environment and therefore becomes an important differentiating factor. Tall grass synusia by their high overshadowing abilities contribute to the exclusion of dwarf heliophytic synusia from coenoses; while halophytes transform the chemical composition of saline soils by selective absorption of salt from ground waters.

СООБЩЕНИЯ

УДК 58.736
© 1992

Ф. А. Бисби, Ю. Р. Росков, А. К. Сытин, Г. П. Яковлев

МЕЖДУНАРОДНАЯ ПРОГРАММА СОЗДАНИЯ БАЗЫ ДАННЫХ И ИНФОРМАЦИОННОЙ СЛУЖБЫ ПО БОБОВЫМ — ILDIS

F. A. BISBY, Yu. R. ROSKOV, A. K. SYTIN, G. P. YAKOVLEV. THE INTERNATIONAL PROGRAMME ON LEGUME DATABASE AND INFORMATION SERVICE — ILDIS

Приведена информация о Международной программе ILDIS, ее целях, задачах и структуре создаваемой базы данных. Рассмотрены специфические аспекты работы над программой в государствах Содружества.

В последнее десятилетие возникла потребность в качественном изменении подходов и методов работы в так называемых описательных науках, к которым среди прочих относятся флористика и систематика растений. Лавинообразный поток информации затрудняет использование большого объема накопленных данных. Ориентироваться в нем — трудная задача для специалистов и почти непреодолимая для неспециалистов. Выход на качественно иной уровень исследований может дать принципиально новая система структурирования и оптимизации использования информации. В настоящее время такой системой становятся компьютерные базы данных (БД). Создание компьютерных БД перспективно и необходимо для развития именно описательных наук, оперирующих огромным массивом частных фактов, признаков, сведений об экологии, географии и т. п. Использование компьютерной техники для накопления и структурирования этой информации дает целый ряд преимуществ (информация хранится компактно, она мобильна, оперативна, легкодоступна и быстро копируется), а главное, позволяет избежать множества рутинных операций, отнимающих массу времени у систематиков.

Опыт по созданию БД для целей флористики и систематики накоплен во многих ботанических учреждениях мира — в Сент-Луисе, Кью, Женеве, Канберре, Претории, где работают крупные компьютерные центры, а также в ботанических учреждениях Москвы, Санкт-Петербурга, Минска, Киева, Алма-Аты и др. Как показывает опыт, наиболее перспективен путь создания глобальных баз данных (Bisby, 1984a, b, 1989). Так, в систематике целесообразно рассматривать какой-либо таксон в полном его объеме, включая данные смежных дисциплин — флористики, биоценологии и ресурсоведения, что значительно расширяет круг пользователей. Примером такой БД может служить Проект ILDIS (International Legume Database and Information Service), в котором предполагается собрать разнообразную информацию обо всех представителях бобовых в мировом масштабе (Bisby, 1986). Создатели программы в своей работе ориентировались не только на ботаников, но и на представителей смежных дисциплин — зоологов, изучающих консортивные ценотические связи, экологов, почвоведов и микробиологов, исследующих проблемы азотфиксации, специалистов по генной инженерии и сельскому хозяйству, разрабатывающих биотехнологию протеинов, а также на профессионалов-небиологов, по роду деятельности занимающихся растениями, — экспортеров древесины, фармацевтов и т. п. Оперативно доступная, собранная в единую БД информация обо всех видах крупнейшего из семейств цветковых растений, многие виды которого используются как пищевые, лекарственные, медоносные, технические и декоративные растения, позволит значительно интенсифицировать труд ученых и практиков.

Проект был организован в 1985 г. Его Координационный центр находится в университете г. Саутгемптон (Великобритания). Возглавляет Проект Исполнительный комитет (ILDIS Directorate), состоящий из R. M. Polhill (Royal Botanic Gardens Kew, Великобритания), J. L. Zarucchi (Missouri Botanical Garden, St. Louis, США) и координатора Проекта F. A. Bisby (University of Southampton, Великобритания). Имеются также Совет попечителей (Board of Trustees), в который входят L. Coradin, J. I. Cubero, M. N. Dadd, E. Forero, J. B. Harborne, V. H. Heywood, L. J. G. van der Maesen, G. T. Prance, J. I. Sprent, J. T. Williams, и Группа советников (Advisers), в которую входят E. A. Bell (Великобритания), F. Ehrendorfer (Австрия), A. Gomez-Pompa (Мексика), W. Greuter (Германия), H. Ohashi (Япония), P. H. Raven (США). На данном этапе Проект является некоммерческой организацией и имеет два источника финансовой поддержки: первый — прямое финансирование Проекта Commission of the European Communities, Science and Engineering Research Council, программой IBPGP и Royal Botanic Gardens Kew; второй — косвенное финансирование ботаническими учреждениями, принятыми в структуру ILDIS, в штате которых находятся исполнители Проекта.

Созданию данного Проекта предшествовала 4-летняя экспериментальная работа F. A. Bisby и R. I. White над *Vicieae* Database Project, в ходе которой была отработана структура БД на основе компьютерной программы ALICE (R. Allkin, P. Winfeld) и создана модельная БД, охватывающая представителей одной трибы бобовых — *Vicieae.* Эта БД включала в себя широкий круг сведений о видах, в том числе морфологические описания видов, ключи для определения с графическими иллюстрациями признаков, изображения растений и точечные карты ареалов (Bisby, 1984).

Однако в начале работы над Проектом ILDIS авторам пришлось отказаться от большей части необходимой информации и остановиться на поэтапной комплектации БД, ограничив первую фазу Проекта формированием списка видов в мировом масштабе и сбором данных об их распространении (Hollis, 1990, 1991). БД ILDIS, основанная на программе ALICE, адаптирована к использованию как больших машин, так и IBM-совместимых персональных компьютеров. Помимо этого в ней предусмотрены совместимость и обмен информацией с базами данных в системе TROPICOS.

Первая фаза Проекта реализуется в виде списков бобовых, составленных для крупных географических регионов: Африки (J. M. Lock), Европы (авторы БД флоры Европы), Северной и Южной Америки (J. L. Zarucchi), Австралии (B. Maslin, M. Crisp), Новой Зеландии и островов Океании (P. E. Horn, G. D. Hill), Юго-Западной Азии (J. M. Lock, K. Simpson), Восточной Европы, Северной и Центральной Азии (в границах бывшего СССР и Монголии) (Г. П. Яковлев, А. К. Сытин, Ю. Р. Росков), Китая (T. L. Wu, T. C. Chen). Параллельно с комплектованием БД планируются публикации аннотированных списков видов по перечисленным регионам (chek-lists). В настоящее время уже опубликованы «Legumes of Africa» (Lock, 1989) и «Legumes of West Asia» (Lock, Simpson, 1991). Завершится первая фаза Проекта унификацией региональных списков и публикацией обобщенного check-list «Legumes of the World» (Polhill, 1990).

Структура и объем информации о виде в первой фазе Проекта состоят из следующих позиций.

1. Принимаемое составителем списка видовое название и ссылка на соответствующую публикацию.

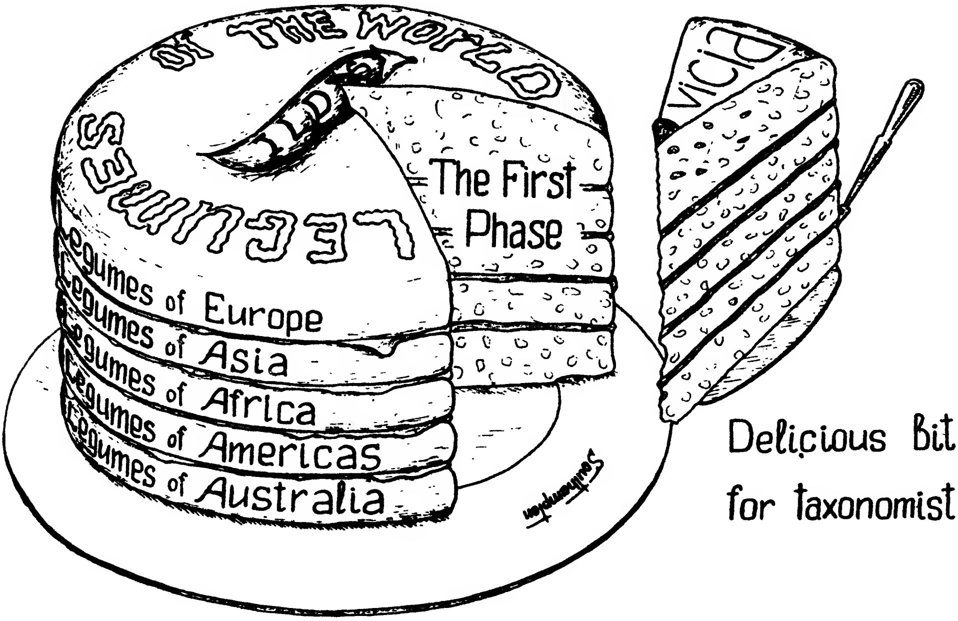


Рис. 1. Завершающий этап первой фазы Проекта.

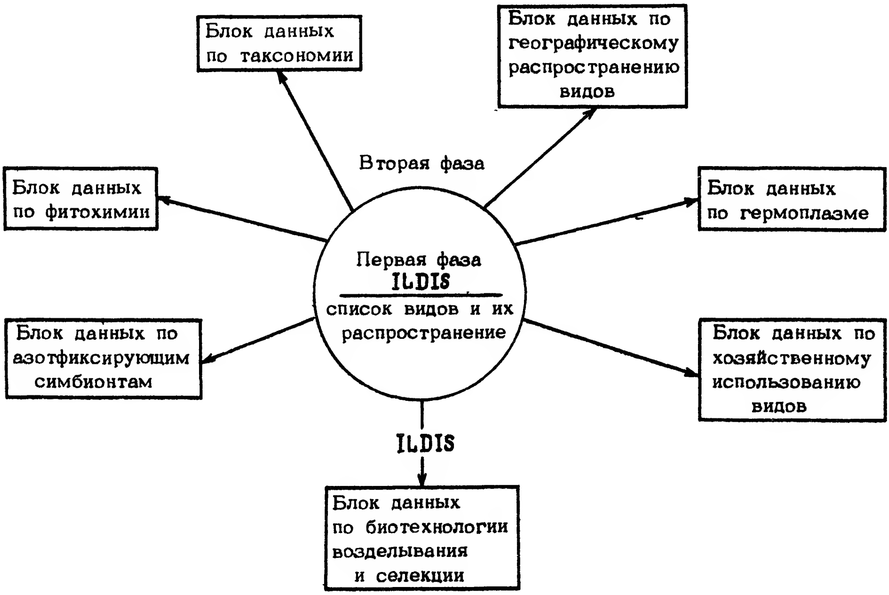

Блок данных по таксономии
Блок данных по географическому распространению видов
Вторая фаза
Блок данных по фитохимии
Блок данных по гермоплазме
Первая фаза ILDIS
список видов и их распространение
Блок данных по азотфиксирующим симбионтам
Блок данных по хозяйственному использованию видов
ILDIS
Блок данных по биотехнологии возделывания и селекции

Рис. 2. Структура базы данных ILDIS во второй фазе Проекта.

2. Основные синонимы и соответствующие ссылки на публикации.

3. Сведения о распространении со ссылками на публикации данных (континент: страна: административный район).

4. Ссылки на публикации карт ареалов.

5. Краткие сведения о жизненной форме (травы: многолетники/однолетники, деревья, кустарники...).

6. Статус охраны редких видов.
7. Ссылки на публикации, содержащие наиболее полные морфологические описания.
8. Ссылки на публикации, содержащие изображение видов.
9. Краткая информация о применении растений.
10. Основные местные названия.
11. Примечания.

В период комплектации базы систематико-флористическими данными, которые являются основой дальнейшей работы, предполагается взаимодействие региональных экспертов при составлении региональных списков видов и экспертов по таксонам для таксономической ревизии. В задачу экспертов входит критическая ревизия таксонов и унификация данных. После формирования региональных списков видов и объединения их в сводку «Бобовые Мира» каждому эксперту-систематику будет предоставлен интересующий его таксон для таксономической ревизии (рис. 1).

Во второй фазе Проекта БД будет дополнена сведениями о биохимии видов, их биологии, биотехнологии и агротехнике, а также данными о мероприятиях по сохранению генофонда бобовых (рис. 2). Будет расширяться и уточняться информация о систематике и распространении видов. Таксономический блок пополнится описаниями таксонов, ключами для определения видов, фотокопиями протологов, сведениями о типах, воспроизведением рисунка или фотографии растения. Блок, содержащий информацию о распространении видов, будет представлен в виде разномасштабных карт ареалов.

На основе расширенной БД планируется создать Всемирную информационную службу, призванную обслуживать всех специалистов (как теоретиков, так и практиков), имеющих дело с бобовыми. В дальнейшем обращение систематика, исследующего какой-либо таксон бобовых, к ILDIS станет необходимой частью его работы. Из такой БД может быть получена наиболее полная исходная информация, сюда же могут быть внесены соответствующие изменения по результатам исследований. Таким образом, функционирование ILDIS как мобильного оперативного банка данных может быть весьма перспективным для специалистов.

Деятельность ILDIS в качестве информационного центра позволит преодолеть известный конфликт между практиками, заинтересованными в консервации названий растений (значащихся, к примеру, в каталогах торговых фирм или используемых для приготовления лекарств или красителей), и систематиками, значительная часть труда которых посвящена именно номенклатурным коррективам. В Проекте ILDIS введение названия таксона в научный обиход и его статус определяются экспертом, и, таким образом, БД должна стать своего рода консервационным списком таксонов порядка *Fabales* и стабильной основой для создания единой системы семейства.

В настоящее время завершается первая фаза Проекта. В БД собраны сведения о 16 000 таксонов бобовых Африки, Америки, Европы и некоторых регионов Азии. На этом этапе в ILDIS были приглашены к сотрудничеству авторы этой статьи. В августе 1991 г. координирующим центром и официальным представителем ILDIS в СССР был зарегистрирован Ботанический институт им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург) и началась комплектация БД бобовых в границах СССР и Монголии.

В работе над БД бобовых указанной территории используются такие важнейшие сводки, как «Флора СССР», тома 11—13 (1945, 1946, 1948); «Флора европейской части СССР», том 6 (1987); «Флора Кавказа», том 5 (Гроссгейм, 1952); «Определитель растений Средней Азии», том 6 (1981); «Растения Центральной Азии», вып. 8 (1988); «Арктическая флора СССР», вып. 9 (1986); «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», том 4 (1989); «Сосудистые растения СССР» (Черепанов, 1981), а также опубликованные в последние годы таксономические ревизии отдельных родов. Кроме того, имеется ряд особенностей, которые стоит обсудить подробнее. Одна из них связана с необходимостью цитирования русскоязычных источников на английском, являющемся основным рабочим языком БД ILDIS. Названия русскоязычных источников будут приводиться по изданию «Guide to standard Floras of the World» (Frodin, 1984) или транслитерироваться с кириллицы в соответствии с Международными правилами (ISO Recommendation, 1968). В том случае, если монография или статья имеет в оригинале второе англо- или латиноязычное название, именно оно будет цитироваться в БД с пометкой «in rus.».

В БД в качестве синонимов будут включены только те комбинации, которые приводились в литературе после выхода в свет соответствующего тома «Флоры СССР». Такой подход представляется логичным, так как в этом издании синонимика представлена с почти исчерпывающей полнотой. Учтены будут также изменения, принятые в «Своде дополнений и изменений к „Флоре СССР“» (Черепанов, 1973) и «Сосудистых растéниях СССР» (Черепанов, 1981).

Сведениям о местных названиях растений в Проекте ILDIS придается существенное значение. Для всех видов будут использованы русские названия, приведенные во «Флоре СССР» и региональных «Флорах», как наиболее употребляемые — «vernacular names». Для видов, имеющих важное хозяйственное значение (таких как горох, фасоль, бобы, клевер и др.), будет дан расширенный список местных названий, приводимых в республиканских «Флорах» и определителях.

Наиболее сложен вопрос, связанный с отражением в БД географического распространения видов. В ILDIS принята политико-административная схема географического деления, которая находится в противоречии с отечественной традицией большинства «Флор» и определителей, где дано распространение видов по флористическим районам. Блок данных о распространении видов в ILDIS имеет трехступенчатую иерархию географических подразделений: continent (крупный физико-географический регион, например Сев. Америка, Австралия, Карибский бассейн), country (государства независимо от площади их территории) и area (внутригосударственное административное деление таких крупных стран, как США, Канада, Китай, Индия и т. п.). Для нашей территории в качестве «continent» приняты европейская часть территории бывшего СССР, Кавказ, Средняя Азия, Западная, Центральная и Восточная Сибирь, Дальний Восток. Уровень «country» занимают 10 государств Содружества, страны Балтии, Грузия и Монголия. Техническим компромиссом является подразделение России на 6 блоков: Russia—Europe, Russia—Caucasus, Russia—W. Siberia, Russia—Central Siberia, Russia—E. Siberia, Russia—Far East, каждый из которых также получил статус «country». Уровень «area» на данном этапе нами не заполняется.

Кроме создания БД, перед центром ILDIS стоят организационные задачи, в частности формирование сети экспертов по таксонам и регионам, выполняющих периодические ревизии собранной в БД информации, а также создание региональной информационной службы ILDIS.

Мы приглашаем к участию в программе ILDIS всех заинтересованных специалистов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Вып. 9. Ч. 2 / Под ред. Б. А. Юрцева. Л.: Наука, 1986. 187 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 453 с. — *Определитель* растений Средней Азии. Т. 6 / Под ред. Р. В. Камелина, С. С. Ковалевской, М. М. Набиева. Ташкент: ФАН, 1981. 395 с. — *Растения* Центральной Азии. Вып. 8А / Сост. Г. П. Яковлев. Л.: Наука, 1988. 125 с. — *Сосудистые* растения советского Дальнего Востока. Т. 4 / Под ред. С. С. Харкевича. Л.: Наука, 1989. 380 с. — *Флора* европейской части СССР. Т. 6 / Под ред. А. А. Федорова. Л.: Наука, 1987. 255 с. — *Флора* СССР. Т. 11—13 / Под ред. В. Л. Комарова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945, 1946, 1948. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (Т. I—XXX). Л., 1973. 668 с. —

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Bisby F. A.* Automated taxonomic information systems // Systematics Association, Special Volume. London, 1984a. N 25. P. 301—322. — *Bisby F. A.* The *Vicieae* database project: products and services // Webbia. 1984b. Vol. 38. P. 639—644. — *Bisby F. A.* International legume database and information service. Project plan. Southampton, 1986. 22 p. — *Bisby F. A.* Databases, information systems and legume research // Adv. legume biology. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard., 1989. Vol. 29. P. 811—825. — *Frodin D. G.* Guide to standard floras of the World. Cambridge, 1984. 619 p. — *Hollis S.* ILDIS. Type one data: geography. Southampton, 1990. 35 p. — *Hollis S.* ILDIS. Phase: 1: Summary of fields. Southampton, 1991. 5 p. — *ISO* recommendation. R9. International system of the transliteration of slavic, cyrillic characters. 2 ed. Switzerland, 1968. P. 1—8. — *Lock J. M.* Legumes of Africa. A check-list. Kew, 1989. 620 p. — *Lock J. M., Simpson K.* Legumes of West Asia. A check-list. Kew, 1991. 263 p. — *Polhill R.* Taxonomic co-ordination of the ILDIS database // ILDIS Newsletter. 1990. N 4. P. 3.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Университет
Саутгемптон, Великобритания

Получено 24 I 1992

УДК 581.3 : 582.542.1

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 6

Л. А. Кобахидзе, М. И. Гачечиладзе, И. И. Маисая

РАЗВИТИЕ МУЖСКОЙ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *SETARIA* (*POACEAE*)

L. A. KOBAKHIDZE, M. I. GACHECHILADZE, I. I. MAISAYA. THE DEVELOPMENT OF MALE GENERATIVE SPHERE IN THE MEMBERS OF THE GENUS *SETARIA* (*POACEAE*)

Исследованы закономерности протекания последовательных фаз микроспоро- и микрогаметогенеза, изменений слоев стенки пыльника у эмбриологически не изученных представителей рода *Setaria*. Показано, что тапетум одноядерный (в отличие от тапетума большинства злаков), может быть использован для определения рода *Setaria* и, возможно, всей трибы *Paniceae*; мейоз протекает нормально (2n = 18); изобилатеральные тетрады формируются последовательно. Приведены детальные картины перемещений вегетативного ядра и генеративной клетки в район поры. Установлено, что величина генеративной клетки обусловливает мелкие размеры будущих клеток-спермиев и митотического веретена; короткое расстояние между его полюсами предопределяет малое расстояние между гаметами, способствует их контакту и одновременному попаданию в пыльцевую трубку.

Гоми (род *Setaria*) является одним из древнейших хозяйственно ценных растений флоры Грузии. Гоми Грузии богаты сортами народной селекции, использование которых в целях получения новых высокоурожайных сортов с сравнительно высоким содержанием полноценного белка и витаминов представляет большой интерес. В связи с этим возникает необходимость детального исследования репродуктивных органов этого растения.

Род *Setaria* эмбриологически почти не изучен. Ранее нами (Маисая и др., 1989) изучалось прорастание пыльцы гоми на искусственной среде, определялась ее жизнеспособность.

В данной работе рассматриваются закономерности протекания последовательных фаз микроспоро- и микрогаметогенеза, морфологические особенности отдельных слоев стенки пыльника, их изменения на протяжении формирования мужского гаметофита у культурного гоми *Setaria italica* (L.) Beauv. и его предполагаемых родителей — *S. viridis* (L.) Beauv. и *S. pycnocoma* (Steud.) Henrard et Nakai (*S. ketzchovelii* Menabde et Eritsian).

Результаты исследования и обсуждение

У исследованных растений развитие мужской генеративной сферы протекает сходно. У всех видов пыльник четырехгнездный. К началу мейоза его стенка состоит из экзотеция, эндотеция, одного среднего слоя и тапетума. В течение микроспоро- и микрогаметогенеза слои стенки пыльника подвергаются заметным изменениям. Самый наружный — экзотеций — дифференцируется очень рано. Он состоит из удлиненных вакуолизированных клеток, которые, постепенно увеличиваясь, в 2—3 раза превосходят клетки эндотеция и среднего слоя. К началу мейоза эндотеций и средний слой морфологически мало различаются, однако, начиная со стадии синапсиса в микроспороцитах, клетки среднего слоя с обеих сторон сдавливаются, сужаются, а к концу мейоза становятся еле заметными. Тапетум секреторного типа. Его крупные таблитчатые клетки резко отличаются от клеток остальных слоев пыльника густой цитоплазмой и слабой вакуолизацией. Ядра тапетума крупные, занимают центральное положение в клетке и в отличие от таковых большинства злаков содержат одно ядрышко.

Если судить по литературным данным (Davis, 1966; Батыгина, 1987; Сравнительная ..., 1990), то эволюция тапетума злаков в основном шла по направлению увеличения количества и плоидности ядер. Однако у исследованных представителей рода *Setaria* тапетум до конца существования остается одноядерным. Этот показатель можно успешно использовать как систематический признак для определения рода *Setaria* и, возможно, всей *Paniceae.*

Тапетум сохраняется до окончания мейоза в микроспороцитах; со стадии одноядерного пыльцевого зерна происходит распад тапетума. К этому времени из слоев стенки пыльника присутствуют лишь слои, несущие функциональную нагрузку, — экзотеций и фиброзный слой. Длительность существования и очередность разрушения отдельных тканей пыльника указывают на продолжительность их функционирования.

Спорогенная ткань пыльника состоит из крупных таблитчатых клеток, почти целиком заполненных цитоплазмой. Ядро занимает в клетке центральное положение.

Микроспороциты имеют характерное для злаков (Schnarf, 1931; Dragowzal, 1936; Carniel, 1961; Батыгина и др., 1963; Романов, 1966; 1970а) расположение в пыльниках в виде кольца. Число микроспороцитов у разных видов злаков постоянное (Романов, 1970а). В нашем материале их 8—10. Следовательно, по количеству микроспороцитов можно прогнозировать количество не только будущих тетрад, но и пыльцевых зерен как в отдельных микроспорангиях, так и во всем пыльнике. Эти данные можно использовать при селекционных работах со злаками и генетических исследованиях.

В профазе мейоза ядра микроспороцитов многократно увеличиваются по сравнению со спорогенными ядрами. Отличаются они по величине и от ядер слоев стенки пыльника. Мейоз в пыльниках протекает в основном нормально. Синапсис проходит одновременно. Иногда отмечается незначительная асинхронность деления в пределах тычинок одного цветка, а также гнезд пыльников. Так, например, в соседних микроспорангиях могут проходить анафаза и телофаза, в разных гнездах пыльника — метафаза—телофаза или анафаза—телофаза. У всех исследованных видов обнаружено 9 бивалентов.

Ранее в соматических клетках некоторых представителей рода *Setaria* нами (Канделаки и др., 1983) было обнаружено диплоидное число хромосом — $2n = 18$. Образование тетрад у исследованных видов, как и у всех злаков, происходит по сукцессивному типу. Микроспоры в тетрадах располагаются изобилатерально. После распада тетрад микроспоры постепенно округляются, формируя экзину и единственную пору. Сначала ядро располагается в центральной части микроспоры. Отмечается увеличение как ядер, так и ядрышек, являющееся одним из показателей интенсификации синтетических процессов перед делением одноядерного пыльцевого зерна. Характерным для этой фазы является формирование центральной вакуоли в клетке, происходящее путем слияния более мелких вакуолей. После образования центральной вакуоли цитоплазма представлена лишь узким постенным слоем и в несколько большем количестве — вокруг ядра, оттесненного в периферическую часть клетки. Ядро микроспоры занимает строго определенное положение — напротив поры. Общность этого явления для микроспор злаков не оспаривается. Имеющиеся разногласия касаются в основном причин, вызывающих поляризацию микроспор (а в дальнейшем их дифференцированное деление). К числу этих причин относят полярное перемещение цитоплазмы, образование крупной вакуоли, существование физического и химического градиента веществ (Vazart, 1958; Романов, 1970а; Поддубная-Арнольди, 1976). Однако, поскольку все они взаимосвязаны и действуют сопряженно, выделить какую-либо из них и приписать ей ведущую роль мы считаем невозможным.

Фаза одноядерного пыльцевого зерна является наиболее продолжительной и ответственной в становлении мужского гаметофита, поскольку именно на этой фазе происходит подготовка к дифференцированному делению. Этот этап развития является и наиболее уязвимым. В нашем материале первые заметные нарушения наблюдались как раз в этой фазе. Морфологически они проявлялись в падении тургора, сморщивании пыльцевых зерен, что, вероятно, связано с низкой влажностью воздуха и почвы (Маисая и др., 1989). Подобные нарушения могут повлечь за собой необратимые изменения и гибель пыльцы.

После окончания этого довольно длительного подготовительного периода в пыльцевом зерне начинается первый асимметричный митоз, завершающийся образованием морфологически и функционально различных клеток: большей — вегетативной и меньшей — генеративной. Далее в пыльцевых зернах происходят быстро сменяющие друг друга тончайшие преобразования, трудно доступные для исследования. В этом и нужно искать причину отсутствия в ранних работах описаний интересных особенностей злаков, на что указывал еще И. Д. Романов (1966).

Морфологическим проявлением обменных процессов, совершающихся в двуядерном пыльцевом зерне, является изменение формы, величины, структуры клеток и ядер, а также их перемещение и разная ориентировка в пыльцевом зерне по отношению к поре. При детальных исследованиях (Банникова и др., 1985) установлено, что изменениям формы генеративной клетки и ее ядра соответствуют определенные этапы синтеза в них ДНК. У исследованных видов округлая генеративная клетка постепенно начинает принимать линзообразную форму, вследствие чего возрастает площадь поверхности ее соприкосновения с одной стороны с вегетативной клеткой, с другой — с оболочкой пыльцевого зерна. Далее генеративная клетка вновь округляется, а в завершение принимает веретеновидную форму.

В молодом двуклеточном пыльцевом зерне ядра имеют округлую форму и почти не различаются. Затем вегетативное ядро значительно увеличивается по сравнению с генеративным. То же происходит и с его ядрышком. Клетки пыльцевого зерна резко различаются не только по величине, но и по количеству цитоплазмы. Вокруг генеративного ядра сосредоточено минимальное количество цитоплазмы, тогда как остальная часть протопласта приходится на вегетативную клетку.

Известно (Батыгина, 1962, 1974, 1987; Kichara, Hori, 1966; Романов, 1966, 1970б), что особенностью злаков является характер движения в пыльцевом зерне генеративной клетки и вегетативного ядра. В результате наших исследований получено еще одно подтверждение того, что для верного суждения о направлениях перемещения ядер особую значимость приобретает уточнение местоположения поры, как это отмечал Романов (1970а). Далее движение ядер в пыльцевом зерне мы будем описывать, исходя из такого положения поры, когда она находится у верхнего по отношению к наблюдателю полюса.

После завершения митоза вегетативное ядро, как бы соскальзывая с поверхности генеративной клетки влево, постепенно начинает перемещаться снизу вверх по постенному цитоплазматическому слою вдоль стенки пыльцевого зерна. Для некоторых растений отмечается концентрация осмиофильных глобул липидов на оболочке генеративной клетки (Angold, 1968; Sanger, Jackson, 1971).

Параллельно с движением вегетативного ядра на пути его перемещения происходит нарастание слоя цитоплазмы. Затем вегетативное ядро достигает района поры, а генеративная клетка продолжает оставаться на прежнем месте. Таким образом, ядра пыльцевого зерна оказываются расположенными на разных полюсах, разделенные вакуолью. В таком положении ядра остаются длительное время; на препаратах эта фаза обнаруживается довольно часто. Исследователи отмечают, что в этот период происходит интенсивный синтез цитоплазмы и накопление в ней крахмала (Батыгина, 1962; Романов, 1970б; Банникова и др., 1985; и др.).

После достижения вегетативным ядром района поры движение начинает и генеративная клетка. Сначала прижатая к оболочке пыльцевого зерна, она постепенно округляется. Аналогичное «отталкивание» генеративной клетки описывалось Романовым (1970б) для пыльцы ржи и пшеницы.

Примечательно, что генеративная клетка в отличие от вегетативного ядра совершает движение в направлении поры по постенному слою цитоплазмы вдоль противоположной стенки пыльцевого зерна. Так же как и в случае с вегетативным ядром, ее передвижению сопутствует утолщение цитоплазматического слоя. В период перемещения генеративной клетки вегетативное ядро продолжает оставаться без движения в районе поры. Следовательно, элементы пыльцевого зерна — вегетативное ядро и генеративная клетка — перемещаются не одновременно и по разным траекториям, что является еще одной особенностью пыльцевого зерна исследованных злаков.

Ко времени достижения генеративной клеткой примерно половины высоты пыльцевого зерна в нем происходит синтез цитоплазмы и соответственно уменьшение вакуоли. Вегетативное ядро смещается к центру клетки, где и сближается с генеративной клеткой, которая из округлой превращается в удлиненную. На этом движение ядер пыльцевого зерна прекращается, и генеративная клетка приступает к делению. Следует отметить, что, если в вегетативной клетке синтезируется цитоплазма, почти целиком заполняя полость пыльцевого зерна, генеративная клетка до конца остается с минимальным количеством цитоплазмы.

Известно, что величина генеративной клетки у разных покрытосеменных варьирует в широких пределах, но для вида она является генетически запрограммированным постоянным признаком. Именно величина генеративной клетки определяет размеры будущих спермиев и длину митотического веретена. Малое расстояние между его полюсами предопределяет постоянное и вместе с тем близкое расположение гамет, способствует их контакту и одновременному переходу обоих спермиев в пыльцевую трубку. Зрелые пыльцевые зерна исследованных видов содержат очень мелкие спермии, наблюдать и описать структуру которых не удается. Вегетативное ядро ко времени спермиогенеза теряет четкость формы и контура. Местоположение ядра можно определить лишь по его ядрышку, выглядевшему как бледно окрашенное пятно.

У исследованных растений отмечалось варьирование размеров пыльцевых зерен: встречались большие, средние и мелкие.

В процессе исследования помимо пыльцевых зерен с описанным нормальным развитием нам изредка попадались пыльцевые зерна с некоторыми отклонениями. Так, на двуклеточной стадии помимо центральной вакуоли справа от генеративной клетки отмечалась добавочная вакуоль, препятствующая ее перемещению вправо, в постенный тяж цитоплазмы, который был необычайно узким. Следствием этого, видимо, и явилось обнаруженное нами деление генеративной клетки у оболочки пыльцевого зерна, что было описано для ржи и ячменя Романовым (1966).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова В. П., Хведынич О. А., Шпилевая С. П., Остапенко Е. К., Сидорова Н. В., Плющ Т. А. Половые клетки и оплодотворение у покрытосеменных и водорослей. Киев: Наукова думка, 1985. 219 с. — *Батыгина Т. Б.* Микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна у пшеницы // ДАН СССР. 1962. Т. 142. № 5. С. 1205—1208. — *Батыгина Т. Б.* Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974. 206 с. — *Батыгина Т. Б.* Хлебное зерно. Л.: Наука, 1987. 102 с. — *Батыгина Т. Б., Терёхин Э. С., Алимова Г. К., Яковлев М. С.* Генезис мужских спорангиев *Graminae* и *Ericaceae* // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 8. С. 1108—1120. — *Канделаки Г. В., Горгидзе А. Д., Маисая И. И.* Цитологическое исследование некоторых представителей рода *Setaria* из флоры Грузии // Сообщ. АН ГССР. 1983. Т. 3. № 1. С. 113—116. — *Маисая И. И., Кобахидзе Л. А., Гачечиладзе М. И.* К изучению биологии цветения и характера опыления грузинского гоми *Setaria italica* (L.) Beauv. ssp. *colchica* Maiss. et Gorgid. // Изв. АН ГССР. 1989. Т. 15. № 4. С. 169—173. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 507 с. — *Романов И. Д.* Специфические особенности развития пыльцы злаков // ДАН СССР. 1966. Т. 169. № 12. С. 456—459. — *Романов И. Д.* Особенности развития пыльцы злаков и значение их для некоторых генетических исследований // Генетика. 1970а. Т. 6. № 10. С. 11—25. — *Романов И. Д.* Развитие пыльцы пшеницы по наблюдениям на живом материале // Бюл. Всесоюз. ин-та растениеводства. 1970б. Вып. 15. С. 38—46. — *Сравнительная* эмбриология цветковых растений *Butomaceae — Lemnaceae*. Л.: Наука, 1990. 332 с. — *Angold R.* The formation of generative cell in the pollen grain of *Endymion nonscriptus* L. // J. Cell Sci. 1968. Vol. 3. N 4. P. 576—578. — *Garniel K.* Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des sporogenen Gewebes der Gramineen und Cyperaceen. 1. *Zea mays* // Österr. bot. Z. 1961. Bd 108. S. 228—237. — *Davis G.* Systematic embryology of the angiosperms. N. Y.; London; Sydney, 1966. 528 p. — *Dragowzal G.* Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner // Österr. bot. Z. 1936. Bd 85. S. 241. — *Kishàra H., Hori T.* The behavior of nuclei in germinating pollen grains of wheat, rice and maize // Züchter. 1966. Bd 36. S. 145. — *Sanger J., Jackson W.* Fine structure study of pollen development in *Haemanthus katherinae* Baker. 1. Farmation of vegetative and generative cells // J. Cell Sci. 1971. Vol. 8. N 2. P. 289—301. — *Schnarf K.* Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1931. 354 S. — *Vazart B.* Differènciation des cellules sexuelles et fècondation chez les Phanerogames // Protoplasmatologia. 1958. Vol. 7. N 3. P. 1—158.

Институт ботаники им. Н. Н. Кецховели АН Грузии
Тбилиси

Получено 6 V 1991

УДК 581.524.31

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 6

А. Б. Георгиевский

ФАЗА ОКОН В КОРЕННЫХ ЕЛОВЫХ ЛЕСАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

A. B. GEORGIEVSKY. THE PHASE OF GAPS IN THE CANOPY OF THE PRIMARY SPRUCE FORESTS OF SOUTHERN TAIGA

Изучено развитие растительного покрова в окнах лесного полога коренных субклимаксовых ельников Центрально-лесного заповедника. Основная причина формирования окон в ельниках — ветровалы. Выделены четыре возрастные категории окон. Направление развития растительности в окнах зависит от их размеров, типа леса, масштабов разрушения; при этом происходит ряд сукцессионных изменений, которые завершаются формированием коренного растительного покрова.

Постоянный отпад деревьев и их возобновление — два необходимых условия сохранения лесных массивов во времени. Известно, что отпад деревьев в лесах идет несколькими путями: единичными деревьями, группами деревьев, массовыми вывалами. Единичный отпад чаще всего наблюдается в разновозрастных старых лесах, где регулярно вываливаются перестойные, больные или ослабленные деревья. Такой отпад, происходящий в основном в силу внутренних причин, идет в любое время года, наблюдается даже в безветренную погоду. Выпадают, как правило, наиболее крупные и старые деревья, а также представители угнетенных нижних ярусов, т. е. деревья преимущественно крайних ступеней толщины. При единичном падении деревьев, если это не вызывает валежа соседних особей, происходит незначительное прореживание лесного полога, которое не влечет за собой резкого увеличения возобновления и значительных перестроек в окружающей растительности. Развитие древостоя идет здесь обычно по схеме «дерево на дерево».

Одни авторы (Jones, 1945; Watt, 1947) считают, что в древостоях, близких к состоянию спелости, наблюдается групповой отпад деревьев с образованием открытых участков в лесном пологе, так называемых «окон». Размеры и конфигурация окон могут быть различными, например от 0.05 до 0.5 га, а если больше, то речь идет о массовом ветровале (Скворцова и др., 1983). Другие авторы относят к окнам любые открытые участки леса площадью более 10 м^2 (Spies, Franclin, 1989) либо от 20 до 700 м^2, причем окна, превышающие 150 м^2, считаются большими (Brocaw, 1985). По мнению J. Runcle (1985), маленькие окна имеют площадь 50—100, а большие — до 2000 м^2. C. Lorimer (1989) полагает, что окна площадью 0.25—0.1 га можно отнести к малым. Как считает R. Geiger (1965), для больших окон характерно резкое изменение световых и тепловых условий, а происходит это при $D/H \geq 2^2$, где D — диаметр окна, H — высота окружающего древостоя. Таким образом, размеры окон могут изменяться, по данным различных авторов, более чем в 500 раз. Большинство, однако, сходится в том, что точных критериев определения размеров окон и их качественных различий пока нет. Главной же особенностью окон является то, что после выпадения группы деревьев экологические условия изменяются в сторону, благоприятную не только для успешного возобновления и роста деревьев, но и для развития растений других жизненных форм с последующими сукцессионными сменами. Установлено, что для нормального роста даже теневыносливых видов деревьев необходимы окна в лесном пологе (Spies, Franclin, 1989). Как правило, окна имеют овальные очертания, иногда — форму полос; они образуются как бы спонтанно на различных участках леса. Своеобразный тип окон наблюдается при волнообразном разрушении и восстановлении лесов из пихты бальзамической *Abies balsamea* в США (Sprugel, 1976).

Помимо постоянно идущего в спелых лесах процесса образования окон в некоторых массивах происходит массовый периодический отпад деревьев, который принято характеризовать как катастрофические вывалы или распад древостоев. При этом площадь вывалов нередко достигает сотен и тысяч гектаров, составляя от 30 до 50% лесопокрытой площади района (Дмитриев и др., 1978; Lorimer, 1989). Сплошные ветровалы вызываются ураганными ветрами (скорость ветра 35—40 м/с). При скорости ветра 20—24 м/с отмечается групповой вывал деревьев, а при скорости <20 м/с наблюдаются единичный и групповой вывалы ослабленных деревьев (Белов, 1976; Турков, 1979; Скворцова и др., 1983).

За последние полтора века явления отмирания и распада древостоев констатировались неоднократно (Будищев, 1898; Stephens, 1956; Lorimer, 1977). При этом существовала тенденция считать это исключительным фактом и объяснять влиянием неблагоприятных факторов внешней среды — сильных ветров, огня, обильных снегопадов, деятельностью фитофагов. Одной из главных внутренних причин считали старость и болезни древостоев. Вывалы оценивались в основном с позиций ущерба, наносимого лесному хозяйству (Дамберг, 1916; Правдин, 1931; Тимофеев, 1946; Шишков, 1947; Прох, 1976). Однако еще в 1913 г. W. Couper высказал предположение, что мозаичная возрастная структура ельников севера США формируется под влиянием групповых ветровалов и снеговалов. R. Daubenmire (1968) разработал теорию сериального сложения климаксовых лесов, которые, по его мнению, сложены отдельными группами (сериями), представляющими собой сообщества в различной стадии регенерации после их естественного разрушения. В итоге к 80-м годам теория климакса была потеснена теорией циклического развития сообществ, в соответствии с которой ненарушенный лес в своем развитии проходит несколько фаз, затем этот цикл вновь повторяется. H. Mayer (1976) предложил четыре циклические фазы: распад и возобновление, начальную фазу роста, спелость, перестойность. H. Leibundgut (1978) выделил пять фаз: распад, возобновление, выборочный лес, спелость, старость, добавив впоследствии (Leibundgut, 1982) еще две: молодняк, одновозрастный жердняк. T. Whitmore (1989) ограничил цикличность тремя фазами: открытой (окна), ростовой и закрытой. По его мнению, в нормальном устойчивом лесном массиве должны одновременно присутствовать все стадии цикла. Например, по данным C. Lorimer (1989), в широколиственных лесах США до 12% полога составляют окна, 18 — молодняк, 24 — средневозрастный лес, 46% — крупные деревья, т. е. не менее 70% полога составляет лес в прямом значении этого слова. Для буково-еловых лесов северо-западной части штата Мэн (США) Lorimer (1977) приводит такие величины: 20% составляют свежие ветровалы (0—10 лет), 14 — молодняки и березняки (10—75), 25 — молодой лес (75—100), 32 — зрелые субклимаксовые участки леса, 27% — разновозрастный климаксовый лес (300 лет и более). В последние годы исследователи динамических процессов в лесах склоняются к мысли, что окна в пологе являются началом цикла, своего рода генератором омоложения древостоев, создания и поддержания их разновозрастной структуры. Согласно свидетельству исследователей, развитие древостоев посредством окон является универсальным механизмом для самых различных типов леса — от северной тайги до тропических лесов (Runcle, 1981; Brocaw, 1985; Whitmore, 1989). Установлено также, что нормальное образование окон в пологе не нарушенных человеком лесов идет со средней скоростью 0.4—1(2)% в год (Hartshorn, 1978; Runcle, 1981, 1982; Franclin et al., 1984; Barden, 1989). С такой же скоростью происходит закрытие полога леса при зарастании окон. В целом все процессы, происходящие в лесном массиве достаточно больших размеров, находятся в состоянии равновесия. Время смены (оборота) лесного полога составляет в среднем около 100 лет (Runcle, 1982), а в старых широколиственных лесах США — от 50 до 200 лет. Для средней и южной тайги европейской части России этот период считается равным 200—380 годам (Дыренков и др., 1970; Мелехов, 1980), в еловых лесах Северных Аппалачей (США) — 303 года (Foster, Reiners, 1986); указаны и бóльшие сроки — до 1000 лет (Dale et al., 1986); для послепожарной ротации леса — от 95 до 430 лет (Spies, Franclin, 1989). Время оборота полога леса не совпадает со средней продолжительностью жизни деревьев. Оно может быть определено как средний интервал времени, за который данная точка проекции кроны одного дерева закроется кроной другого (Barden, 1989). В случае развития под пологом господствующего яруса теневыносливых пород время оборота полога, согласно такому определению, будет короче возраста господствующих деревьев. В понимании продолжительности оборота лесного полога еще много неясного, тем не менее этот период конкретен для определенных лесных массивов и зависит от условий, типа леса и причин ротации.

Ельники Центрально-лесного государственного заповедника (ЦЛГЗ) мы рассматриваем как коренной, длительно существующий лес, соответствующий условиям зонального климата и мало измененный человеческой деятельностью (Ильинский, 1921; Быков, 1967). До недавнего времени этот лесной массив считался находящимся в устойчивом субклимаксовом состоянии (Факторы регуляции..., 1983). Однако в 1987 г. под воздействием сильных ветров (до 23 м/с) при чрезмерном избытке осадков и переувлажнении почвы в ельниках ЦЛГЗ произошел массовый ветровал древостоя. По нашей приблизительной оценке (визуальный осмотр с вертолета), площадь образовавшихся окон и мест массовых вывалов составила около 30% лесопокрытой территории. В условиях больших колебаний осадков по годам, характерных для ЦЛГЗ (2—3 значения), такой массовый отпад — явление не исключительное. Так, например, в 1938—1939 гг. в период засухи отпад елей в дренированных еловых лесах составил 10—15% (Васильев, 1950). Периодически повторяющиеся явления массового отпада заставляют пересмотреть представление о ельниках ЦЛГЗ как стабильных, устойчивых субклимаксовых сообществах в обычном понимании.

По данным лесоустроителей (Проект..., 1984—1985), в ЦЛГЗ преобладают ельники VII класса возраста и старше (68% площади) с разновозрастной структурой древостоев (52%). Средний возраст ели — 130 лет. Коренные ельники представлены группами типов — ельниками неморальными, зеленомошными, сфагновыми, травяно-болотными. Среди них наиболее распространены ельники: черничный — 18%, чернично-кисличный — 18, липняково-ясменниковый — 12, сфагновый — 8%. Замена древостоев происходит как постепенно, так и быстро в результате вывалов. Наибольшая ветровальность лесоустроителями отмечена в ельнике липняково-ясменниковом в связи с его большим возрастом, а также в ельниках черничном, сфагново-черничном, травяно-болотном, где деревья имеют поверхностную корневую систему.

Задача полевых работ состояла в описании формирования растительного покрова в окнах на различных этапах их развития по сравнению с окружающим коренным лесом. В качестве объектов изучения были выбраны участки леса четырех основных групп типов ельников с разновозрастным старым древостоем и наличием окон. Сбор материалов проводился в 1988—1989 гг., методика работ заключалась в учете окон на трансектах 150 м шир. с последующей их геоботанической характеристикой. При этом окном мы считали свободный от древостоя участок леса с валежом ели и других пород, размеры которого были сравнимы с высотой древостоя господствующего яруса. Естественные лесные прогалины и открытые участки леса без валежа рассматривались нами как не отличающиеся от окружающей растительности. Массовые вывалы, превышающие площадь 3 га и охватывающие на одном участке различные типы леса, на данном этапе нами не изучались. Длина трансект, расстояния между окнами и их параметры измерялись с помощью шагомера.

Сложно определить возраст окон, который оценивался различными способами. В полевых условиях примерный возраст окна определялся по возрасту подроста ели, возникшего после образования окна, а также по состоянию (степени разрушенности гнилями) валежа древостоя. С этой целью мы использовали подходы G. Siren (1955), а также возрастные шкалы разрушенности валежа, разработанные В. Г. Стороженко (1988, 1990) непосредственно для ельников южной тайги, в том числе на материалах ЦЛГЗ. Для последующего уточнения возраста окон брались спилы подроста ели, возникшего до появления окон, в годичном приросте которых зафиксировалось время его реакции на осветление. Как показывают наблюдения, растительность окна проходит в своем развитии несколько возрастных стадий. По этим стадиям можно выделить по крайней мере четыре возрастные категории окон: свежие (1—5 лет), зарастающие (6—40), средневозрастные (41—80), приспевающие (более 81 года). Наиболее трудно было выделить в лесном массиве приспевающие окна, где уже завершилось или было близким к этому изреживание мелколиственных пород, а древостой ели уже приблизился по высоте к господствующему ярусу. Окна более старшего возраста, как правило, уже неразличимы в составе леса.

Всего на трансектах 40.9 км дл. было отмечено в различных типах леса 141 окно, в том числе в ельниках: неморальном — 30, в кислично-папоротниковом — 9, в черничном — 45, в чернично-сфагновом — 24, в травяно-болотном — 30. В большинстве случаев окна имели вид эллипсов, вдоль длинной оси которых лежали выпавшие деревья. Средние размеры окон составляли 50 × 70 м. Из всего числа окон 36% составили свежие, 55 — зарастающие, 9 — средневозрастные, 2% — приспевающие. Незначительная доля средневозрастных и приспевающих окон связана с трудностями их вычленения в лесном массиве. Встречаемость

ТАБЛИЦА 1

Встречаемость окон в ельниках ЦЛГЗ

Ельник	Состав	Длина трансект, м (·10^3)	Площадь трансект, га	Число окон	Средний размер окон, м	Площадь окон, га	Площадь окон, %	Приблизительная скорость ротации, % в год	Приблизительное время ротации, годы
Неморальный	6—7Е4—2Ос+Б	10.5	157.7	30	73×84	12.5	7.9	0.13	770
Кислично-папоротниковый	6—8Е3—2Б1Ос+Ос	2.1	30.9	9	30×42	1.3	4.2	0.07	1400
Чернично-зеленомошный	6—7Е3—2Ос1Б	15.2	195.0	45	44×62	23.4	12.0	0.3	330
Чернично-сфагновый	6—8Е2Б2Ос+Ос	7.3	109.3	24	44×75	5.6	5.2	0.09	1100
Хвощево-сфагновый	5—6Е3—2Ос2Б	0.5	8.1	3	60×80	1.1	14.1	—	—
Травяно-болотный	4—5Е4—3Ос2Б	5.4	70.8	30	46×69	10.6	15.0	0.37	270
Итого	—	41.0	571.8	141	49×69	54.5	9.7	0.19	530

Примечание. Е — ель, Ос — осина, Б — береза.

ТАБЛИЦА 2

Распределение окон по группам возраста в ельниках ЦЛГЗ

Ельник	Свежие (1—5 лет)					Зарастающие (6—40 лет)					Средневозрастные (41—80 лет)				
	число окон	длина трансект, м (·10^3)	площадь трансект, м^2 (·10^4)	площадь окон, м^2 (·10^4)	площадь окон, %	число окон	длина трансект, м (·10^3)	площадь трансект, м^2 (·10^4)	площадь окон, м^2 (·10^4)	площадь окон, %	число окон	длина трансект, м (·10^3)	площадь трансект, м^2 (·10^4)	площадь окон, м^2 (·10^4)	площадь окон, %
Неморальный	12	4.65	69.84	3.34	4.8	12	4.57	68.58	4.93	7.2	6	1.28	19.26	4.23	22.0
Кислично-папоротниковый	3	0.33	4.95	0.07	1.5	3	0.41	6.12	0.08	1.4	3	1.33	19.89	1.13	5.7
Чернично-зеленомошный	6	1.80	26.95	0.49	1.8	39	13.42	168.07	22.87	13.6	—	—	—	—	—
Чернично-сфагновый	12	2.58	38.74	2.96	7.7	9	4.37	65.61	1.37	2.1	3	0.33	4.95	1.29	26.2
Хвощево-сфагновый	3	0.53	8.01	1.13	14.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Травяно-болотный	18	3.87	58.05	8.69	15.0	12	1.50	12.87	1.91	14.9	—	—	—	—	—

Примечание. «—» — нет данных.

окон находилась в прямой зависимости от протяженности различных типов леса на трансектах (табл. 1). Больше всего окон отмечено в неморальном, черничном и травяно-болотном ельниках. Последний занимает небольшие площади, однако в нем много окон, образующихся из-за максимальной ветровальности деревьев. Распределение окон по группам возраста в различных типах ельников приведено в табл. 2.

Наблюдения показали, что основной причиной формирования окон в ельниках ЦЛГЗ являются ветровалы. Часть стволов, поврежденных стволовыми гнилями (до 25%), не вываливается, а ломается на высоте от 1 до нескольких метров. Процесс вывала деревьев в лесу идет постоянно, о чем свидетельствует возрастной спектр окон. В экстремальные по метеорологическим условиям годы наблюдаются массовые вывалы, такие как, например, в 1987 г. Наиболее подвержены вывалам переувлажненные типы ельников, т. е. сфагновые и травяно-болотные, где выпадает древостой, часто не достигающий перестойного возраста.

В разновозрастных древостоях встречаются окна, где стволы лежат в несколько рядов в зависимости от времени их падения. Так, встречаются участки леса, где можно наблюдать три-четыре ряда лежащих стволов, упавших в различное время. Наиболее старые лежат непосредственно на почве и покрыты слоем мха. Древесина их сильно разрушена гнилями. Стволы второго ряда более свежие, лишены коры, на 50—80% покрыты мхами, древесина их рыхлая. Стволы третьего ряда лежат на стволах предыдущего, кора на них частично опала, мхи только начинают поселяться на их поверхности. Верхний, четвертый, ряд образуют свежие вывалы с ветками и хвоей.

Реакция растительного покрова на появление окон зависит от их размеров и масштабов разрушения. При выпадении одного или нескольких деревьев, если размеры образующегося окна меньше высоты господствующего древостоя, не происходит значительного изменения освещенности и других экологических условий. Такие окна зарастают за счет имеющегося подроста по схеме, близкой к формуле «дерево на дерево», без существенных фитоценологических перестроек.

При выпадении группы деревьев, когда возникшее окно превышает по своим размерам высоту древостоя, резко меняются условия развития растений, прежде всего освещенность. В зависимости от повреждений подроста ели развитие древесно-кустарниковой растительности в окне идет в двух направлениях. При гибели подроста ели или при его отсутствии на момент образования окна в последнем длительное время доминируют быстро растущие лиственные породы — рябина, береза, осина, а в неморальных типах — также клен, липа. В дальнейшем обильный подрост ели формируется на вывалах корневых систем и гниющем валеже. Но под густым пологом мелколиственных пород развитие ели идет довольно медленно. Тем не менее в приспевающих окнах (более 80 лет) ель вытесняет из верхнего яруса лиственные породы. При этом все же часть осин и берез успевает выйти совместно с елью в господствующий ярус и впоследствии сосуществует в нем вместе с елью. На наш взгляд, в этом заключается одна из причин формирования сложных древостоев в коренных ельниках ЦЛГЗ.

Если подрост ели сохраняется в окне в значительных количествах и в неповрежденном состоянии, то при увеличении освещения его рост усиливается. Уже в средневозрастных окнах (более 40 лет) развитие подроста ели происходит быстрее развития подлеска из рябины, березы, осины, у которых на высоте 8—10 м замедляется рост. В этих условиях в окнах формируется более чистый древостой ели.

В достаточно больших окнах наблюдается перестройка травяно-кустарничкового покрова. В свежих (1—5 лет) и зарастающих окнах (свыше 6 лет) на освещенных пространствах обильно развиваются различные травы и кустарники, прежде всего крупнотравье: *Solidago virgaurea, Impatiens noli-tangere, Geum rivale, Filipendula ulmaria, Chamerion angustifolium, Calamagrostis arundinacea,* а также *Rubus idaeus, Rosa majalis,* не свойственные сомкнутым древостоям еловых лесов

ТАБЛИЦА 3

Динамика обилия травяно-кустарничковых растений в окнах ельников ЦЛГЗ

Виды растений	Ельник неморальный			
	коренной	окна		
		I	II	III
Сомкнутость леса	0.6—0.8	0—0.1	0.1—0.3	0.2—0.4
Сомкнутость подлеска	0.3	0.1	0.2—0.3	0.3—0.4
Gymnocarpium dryopteris	2	2	1	1
Dryopteris austriaca	2	3	4	3—2
Athyrium felix-femina	—	1	2	2
Phegopteris connectilis	2—3	2	1	2
Equisetum sylvaticum	1	2	3	2
Lycopodium annotinum	—	—	—	—
Milium effusum	2	2	2—3	2
Calamagrostis arundinacea	2	2	2	—
Deschampsia cespitosa	—	—	1	1
Festuca altissima	1	2	2	1
Eriophorum vaginatum	—	—	—	—
Carex globularis	—	—	—	—
Luzula pilosa	1	—	2	1
Maianthemum bifolium	2	2	1	1
Goodyera repens	—	—	—	—
Asarum europaeum	1	—	—	1
Stellaria graminea	—	—	—	—
S. holostea	2	1	2	2
S. nemorum	1	1	2	1
Aconitum septentrionale	1	2	2	2
Ranunculus cassubicus	1	2	2	1
Hepatica nobilis	1	1	—	2
Ribes nigrum	1	2	2	1
Rubus idaeus	1	2—3	3—4	2
R. saxatilis	1	1	2	2
Geum rivale	—	1	1	—
Filipendula ulmaria	1	2	2	2
Oxalis acetosella	3	3	3	2
Chamerion angustifolium	—	—	—	—
Aegopodium podagraria	2	2	2	2
Ramischia secunda	1	—	—	—
Galeobdolon luteum	3	—	—	2
Vaccinium myrtillus	2	2	2	2
V. vitis-idaea	—	—	—	1
Trientalis europaea	1	1	1	1
Pulmonaria obscura	2	—	—	—
Melampyrum sylvaticum	2	3	3	2
Asperula odorata	2	2	2	2—3
Linnaea borealis	1	—	1	1
Solidago virgaurea	1	2	1	1
Число видов	30	26	28	30
Общее проективное покрытие	60—80	80—90	60—100	50—70
Мхи				
Sphagnum girgensohnii	1	1	1	1
S. magellanicum	—	—	—	—
Pleurozium schreberi	2	2	3	2
Hylocomium splendens	2	2	—	2
Ptilium crista-castrensis	1	1	1	—
Climacium dendroides	1	1	1	1
Polytrichum commune	—	—	—	—

Ельник чернично-зеленомошный				Ельник чернично-сфагновый				Ельник травяно-болотный		
коренной	окна			коренной	окна			коренной	окна	
	I	II	III		I	II	III		I	II
0.5—0.7 0.3	0 0.1	0.1—0.2 0.2	0.2 0.2—0.3	0.4—0.6 0.1	0 0.2—0.6	0.1 0.2—0.6	0.1—0.3 0.4—0.6	0.2—0.3 0.3—0.5	0 —	0.1—0.2 0.1—0.2
2	2	2	1	—	2	2	1	2	—	2
3	3	4	3	—	—	—	—	2	3	3
1	1	1	1	1	3	4	3	—	—	—
1	2	2	1	—	—	—	—	1	1	2
2—1	2	2	2	2	2	2	—	2	2	2
—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—
—	—	—	—	—	1	1	1	—	—	—
1	2	1	—	—	—	—	—	2	3	2
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	2	—	1	2	—	—	—
—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
2	2	2	1	1	1	—	—	—	—	1
2	2	2	2	2	3	2	2	—	—	—
—	—	—	—	—	2	2—1	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	2	2	2	—	—	—	—	—	—	—
—	1	2	1	—	—	—	—	1—2	2	2
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	3	4	3	—	—	2	2	1—2	4—5	3
1	1	1	1	—	—	—	—	1	1	2
—	—	—	—	—	—	—	—	2	3	3
1	2	2	2	—	—	—	—	2—3	3—4	4
4	4	3	3	2	2	2	2	1	—	3—2
—	—	—	—	1	2	3	3	2	3	2
—	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	3	2	2	3	—	—	—
3	3	2	—	—	—	—	—	1	1	2
3—2	2	2	2	2—1	2	2	2—1	1	1	1
—	1	1	1	3—4	4	3	3	—	—	—
2	2	2	2	1	2	2	2	—	—	—
—	1	1	1	—	—	—	—	1	—	1
1	1	2	1	—	—	—	—	—	—	—
1	1	2	1	—	—	—	—	—	—	—
2	1	2	2	2	2	2	3	—	—	—
1	1	2	1	1	2	1	2	1	1	1
22 50—60	26 80—100	25 80	23 60	14 30	16 50	17 70—80	16 30—40	17 60	14 100	19 70—90
3	3	3	2	5	5	5	5	—	—	—
—	—	—	—	4	4	3	3	2	2	2
2	2	3	2	2	3	3	3	2	2	3
2—3	2	2	2	2	3	2	2	—	—	—
1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	2	2	2	2	—	—	—

Виды растений	Ельник неморальный			
	коренной	окна		
		I	II	III
Dicranum sp. sp.	2	2	2	1
Mnium sp. sp.	3	3	2	2
Общее проективное покрытие	5—10	10	20—40	0—10

Примечание. Возраст окон, лет: I — 1—5, II — 6—40, III — 41—80. Обилие указано в баллах.

и растущие только в местах с открытым пологом. Например, в окнах ельников неморальных наблюдается обилие *Festuca altissima, Solidago virgaurea, Aconitum septentrionale, Filipendula ulmaria, Dryopteris austriaca,* которое начинает уменьшаться после 40-летнего возраста окна. Такая тенденция развития в окнах крупнотравья прослеживается для многих типов леса (табл. 3). При разрастании крупнотравья в окнах, а также при большой их заваленности наблюдается уменьшение обилия типично лесных видов — черники, брусники, линнеи и др. — вплоть до полного их исчезновения. Общее число видов трав в окнах увеличивается незначительно, а иногда даже уменьшается, как это наблюдается в неморальных и травяно-болотных ельниках (табл. 3).

Проективное покрытие травянистых растений в окнах в первые десятилетия (свежие и зарастающие окна), как правило, возрастает, а в последующие годы постепенно снижается по мере перестройки структуры травяного покрова до исходного лесного типа. Изреживание травяно-кустарничкового покрова происходит в основном из-за повышения сомкнутости древесного яруса и подлеска по мере их развития. Как показывают наблюдения, в окнах критической величиной для травостоя является сомкнутость лесного полога 0.8, при которой возникает резкое уменьшение обилия травянистых растений. Что касается мохового покрова, то он мало реагирует на появление окон во всех типах леса, т. е. почти не изменяются ни видовой состав, ни проективное покрытие, которое может незначительно возрастать (табл. 3). Встречаются окна, на поверхности почвы которых наблюдаются обильный листовой опад и редкий травяной покров. В таких окнах при последующем прореживании подлеска травостой постепенно восстанавливается до обычного травяно-кустарничкового покрова. Со временем, примерно к 100 годам, окна становятся участками леса, не отличающимися от окружающих их коренных типов.

Представляет интерес определение времени естественной ротации древостоя. Это время может быть приближенно определено через скорость оборота полога в окнах. Скорость ротации определяют как частное от площади окон и среднего времени закрытия окна. Полученные значения (табл. 1) отличаются большим разбросом, что, вероятно, связано с малым объемом выборок, отсутствием достаточного количества данных для окон старших возрастов. Неясным остается и определение величины времени закрытия окна. Поэтому полученная скорость ротации ельников ЦЛГЗ (0.2% в год), вероятно, занижена, а период ротации (около 500 лет) завышен. Реальное значение, по-видимому, находится в пределах 0.3—0.5% в год, а время оборота дренированных типов ельников — в пределах 300—200 лет. Для переувлажненных ельников это значение должно быть существенно ниже, так как скорость ротации у них выше. Для более точного определения периода ротации необходимо также учитывать периодически происходящие массовые ветровалы и выпадение единичных деревьев, так как общее значение этих явлений в масштабах леса весьма значительно.

Таким образом, окна в пологе леса различных размеров и возрастов являются важным компонентом структуры и динамики разновозрастных коренных ельников

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Ельник чернично-зеленомошный				Ельник чернично-сфагновый				Ельник травяно-болотный		
коренной	окна			коренной	окна			коренной	окна	
	I	II	III		I	II	III		I	II
— 2	— 2	— 2	— 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 3	2 3	2 3
10	10—15	5—10	10	70—80	80	80	80	20—30	30	30

южной тайги. Для пребывания в устойчивом состоянии в лесных массивах должен поддерживаться определенный уровень процесса образования окон. Этот процесс идет в коренных субклимаксовых лесах постоянно, но в отдельные неблагоприятные периоды может возрастать, переходя в массовые вывалы древостоя.

В зависимости от масштабов разрушения в окнах наблюдаются различные направления развития растительности. В маленьких окнах не происходит существенных фитоценологических перестроек. В больших окнах происходит резкое изменение экологических условий, что влечет за собой изменение видового состава растений и всего растительного покрова. В своем развитии такие окна проходят ряд возрастных и сукцессионных стадий. Формирование лесной растительности в окнах завершается в основном к 80 годам, а к 100—120 годам она становится неотличимой от окружающего ее типа леса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белов С. В. Воздействие ветра на лес // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. 1976. Вып. 5. С. 103—108. — *Будищев А. Ф.* Описание лесов Приморской области // Сб. главнейших официальных документов по управлению Восточной Сибирью. Хабаровск, 1898. Т. 5. Вып. 1. С. 383—394. — *Быков Б. А.* Геоботаническая терминология. Алма-Ата: Наука, 1967. 167 с. — *Васильев И. С.* Водный режим подзолистых почв // Тр. почвенного ин-та им. В. В. Докучаева. М.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 32. С. 74—296. — *Дамберг Э. Ф.* Бурелом в Лазаревичской даче Тихвинского лесничества // Лесн. журн. 1916. Вып. 9-10. С. 983—988. — *Дмитриев Е. А., Карпачевский Л. О., Строганова М. Н., Шоба С. А.* О происхождении неоднородности почвенного покрова в лесных биогеоценозах // Проблемы почвоведения. М.: Наука, 1978. С. 212—217. — *Дыренков С. А., Чертов О. Г., Кобах Э. О., Шергольд О. Э., Конисев Г. П.* Структура и динамика ненарушенных древостоев средне- и южнотаежных ельников Пермской области // Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск: Изд-во ВНИИЛМ, 1970. Вып. 5. С. 71—74. — *Ильинский А. П.* Опыт формулировок подвижного равновесия в сообществах растений // Изв. Гл. бот. сада РСФСР. Петроград, 1921. Т. 20. Вып. 2. С. 151—166. — *Мелехов И. С.* Лесоведение. М.: Лесн. пром-ть, 1980. 406 с. — *Правдин Л. Ф.* Ветровал ели в Удельном парке в бурю 23 сентября 1924 года // Опытно-исследовательские работы по общему лесоводству. М.; Л.: Сельхозгиз, 1931. С. 306—319. — *Проект* организации и развития охранной и научной деятельности Центрально-лесного гос. заповедника // Объяснительная записка. Т. 1. Калинин, 1984—1985. 284 с. — *Прох Л. З.* Ветровалы леса и штормовые ветры в Украинских Карпатах. Обнинск: Изд-во ВНИИГМИ, 1976. 79 с. — *Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф.* Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. пром-ть, 1983. 187 с. — *Стороженко В. Г.* Пораженность дереворазрушающими грибами коренных ельников резервата // Коренные темнохвойные леса южной тайги. М.: Наука, 1988. С. 175—183. — *Стороженко В. Г.* Датировка разложения валежника ели // Экология. 1990. № 6. С. 66—69. — *Тимофеев В. П.* Ветровал и бурелом в лесной опытной даче Тимирязевской сельскохозяйственной академии в сентябре 1943 года // Докл. Моск. с.-х. акад. М., 1946. Вып. 3. С. 51—55. — *Турков В. Г.* О вывале деревьев ветром в первобытном лесу как биогеоценологическом явлении // Темнохвойные леса Среднего Урала. Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск: Наука, 1979. Вып. 128. С. 121—140. — *Факторы* регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. 318 с. — *Шишков И. И.* Ветровал в Охтенском лесхозе // Тр. ЛЛТА. Л., 1947. № 61. С. 155—171. — *Barden L. S.* Repeatability in forest gap research: studies in the Great Smoky Mountains // Ecology. 1989.

Vol. 70. N 3. P. 558—559. — *Brocaw N. V. L.* Gap-phase regeneration in tropical forest // Ecology. 1985. Vol. 66. N 3. P. 682—687. — *Couper W. S.* The climax forest of Isle Royal, Lake Superior, and its development // Bot. Gaz. 1913. Vol. 55. N 1. P. 1—44. — *Dale V. H., Hemstrom M., Franclin J.* Modeling the long-term effects of disturbances of forest succession, Olympic Peninsula, Washington // Canad. J. Forest Res. 1986. Vol. 16. P. 56—57. — *Daubenmire R.* Plant communities. N. Y.: Harper and Row, 1968. 300 p. — *Foster J. R., Reiners W. A.* Size distribution and expansion of canopy gaps in a northern Appalachian spruce-fir forest // Vegetatio. 1986. Vol. 68. N 2. P. 109—114. — *Franclin J. F., Klopsch M., Luchessa K. J.* Timing and causes of mortality in natural coniferous forests of Oregon and Washington // Bull. Ecol. Soc. Amer. 1984. Vol. 65. N 3. P. 206. — *Geiger R.* The climate near ground. USA, Cambridge: Harvard Univ. Press, 1965. 494 p. — *Hartshorn G. S.* Treefalls and tropical forest dynamics // Tropical trees as living system. N. Y.: Cambridge Univ. Press, 1978. P. 617—638. — *Jones E. W.* The structure and reproduction of the virgin forest of the north temperature zone // New Phytol. 1945. Vol. 44. N 2. P. 130—148. — *Leibundgut H.* Über die Dynamic europäischer Urwaldforschung // Allgem. Forstzeitschr. 1978. H. 24. S. 686—690. — *Leibundgut H.* Europäische Urwälder Bergstufe. Bern; Stuttgart: Haupt, 1982. 308 S. — *Lorimer C. G.* The presettlement forest and natural disturbance cycle of north-eastern Maine // Ecology. 1977. Vol. 58. N 1. P. 139—148. — *Lorimer C. G.* Relative effects of small and lardge disturbances on temperate hardwood forest structure // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 565—567. — *Mayer H.* Die Verjungung des Gebirgswalds // Schweiz. Zeitschr. Forstw. 1976. Bd 127. H. 1. S. 14—30. — *Runcle J. R.* Gap regeneration in some old-growth forests of eastern United States // Ecology. 1981. Vol. 62. N 4. P. 1041—1051. — *Runcle J. R.* Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America // Ecology. 1982. Vol. 63. N 5. P. 1533—1546. — *Siren G.* The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology // Acta bot. fennica. 1955. Vol. 62. P. 1—363. — *Spies T. A., Franclin J. F.* Gap characteristics and vegetation response in coniferous forest of the Pacific Northwest // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 543—545. — *Sprugel D. G.* Dynamic structure of wave-regeneration *Abies balsamea* forests in the north-eastern United States // J. Ecol. 1976. Vol. 64. N 3. P. 889—911. — *Stephens E. P.* The uprooting of trees: a forest process // Soil. Sci. Soc. Amer. Proc. 1956. Vol. 20. N 1. P. 113—116. — *Watt A. S.* Pattern and process in plant community // J. Ecol. 1947. Vol. 35. N 1, 2. P. 1—22. — *Whitmore T. C.* Canopy gaps and the two major groups of forest trees // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 536—538.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 IX 1991

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.949.1(479)
© 1992

Ю. Л. Меницкий

КОНСПЕКТ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *LAMIACEAE* (*LABIATAE*) ФЛОРЫ КАВКАЗА

Yu. L. MENITSKY. SYNOPSIS OF SPECIES OF THE FAMILY *LAMIACEAE* (*LABIATAE*) FROM THE CAUCASUS

Приведен список дикорастущих и натурализовавшихся видов сем. *Lamiaceae* флоры Кавказа с указанием распространения, проанализированы географические элементы семейства.

Предварительный список дикорастущих и натурализовавшихся видов сем. *Lamiaceae* Lindl. (по системе J. Briquet, принятой во «Флоре СССР», 1954) составлен по материалам гербариев LE, TBI, ERE, Кубанского с.-х. ин-та, Кабардино-Балкарского университета с указанием распространения по основным районам, принятым для издания «Конспект флоры Кавказа» (Меницкий, 1991). Цитация и синонимика приведены кратко (автор и год), если источник указан во «Флоре СССР» (1954), «Флоре Азербайджана» (1957), «Флоре Армении» (1987), «Флоре Грузии» (1987), в обоих изданиях «Флоры Кавказа» А. А. Гроссгейма (Гроссгейм, 1932; Тер-Хачатурова, 1967), «Своде дополнений...» (Черепанов, 1973), «Флоре европейской части СССР)» (Гладкова, Меницкий, 1978), «Флоре Еревана» (Тахтаджян, Федоров, 1972); если вид в названных работах не приводится или имеются расхождения с ними, — то полностью. Ссылки на авторов, расширяющих распространение видов, даны в списке литературы.

Вместо общего распространения таксона приводится только его приуроченность к определенному фитохориону, где он является компонентом характерных и определяющих особенность территории растительных формаций, т. е. в работе указывается, географическим элементом какой области (царства, подцарства, провинции) этот таксон в настоящее время является. Система, разграничение и названия фитохорионов даются (с небольшими изменениями) по монографии А. Л. Тахтаджяна (1978). В конце работы приведена сводная таблица географических элементов семейства с краткими комментариями. В тексте приняты следующие сокращения: голаркт. — голарктический, палеаркт. — палеарктический, евросиб. — евросибирский, в. европ. — восточноевропейский, кр.-новорос. — крымско-новороссийский, кавк. — кавказский, эвкс. — эвксинский, древнесредиз. — древнесредиземноморский, средиз. — средиземноморский, ирано-тур. — ирано-туранский, эл. — элемент.

Subfam. 1. *Ajugoideae* Benth.

1. *Ajuga* L.

A. chia Schreb. 1773. — *A. chamaepytis* (L.) Schreb. subsp. *chia* (Schreb.) Arcang. 1882. — *A. comata* Stapf, 1885. — *A. pseudochia* Shost. 1940. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Древнесредиз. эл.

A. oblongata Bieb. 1819. — ВЗ. — Древнесредиз. эл.

A. chamaecistus Ging ex Benth. 1835. — ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

A. laxmannii (L.) Benth. 1835. — *Teucrium laxmannii* L. 1774. — ЗП; ЗК; ЦК. Указан для СЗЗ; ВЗ. — Евросиб. эл.

A. reptans L. 1753. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; Т. Указан для ВЗ; ЮЗ. — Евросиб. эл.

A. genevensis L. 1753. — *A. alpina* L. 1767. — *A. pyramidalis* auct. non L.: Bieb. 1808. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Евросиб. эл.

A. orientalis L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Древнесредиз. эл.

2. *Teucrium* L.

T. orientale L. 1753. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Ирано-тур. эл.

T. taylori Boiss. 1846. — *T. orientale* subsp. *taylori* (Boiss.) Rech. f. 1981, Fl. Iran. 150 : 41. — *T. pruinosum* auct. non Boiss.: Гроссг. 1932.

T. taylori subsp. *taylori.* — Указан для ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

T. taylori subsp. *muticum* Menits. 1987, Фл. Армен. 8 : 18. — ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-Тур. эл.

T. parviflorum Schreb. 1774. — ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

T. hircanicum L. 1759. — ВК; ЗЗ; ВЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

T. scordioides Schreb. 1774. — *T. scordium* subsp. *scordioides* (Schreb.) Maire et Petitm. 1908. — *T. scordium* var. *scordioides* (Schreb.) Bornm. 1908. — *T. scordium* var. *villosum* Bordz. ex Grossh. 1932. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. — Евросиб. эл.

T. chamaedrys L. 1753.

T. chamaedrys subsp. *chamaedrys.* — *T. fischeri* Juz. 1951. — *T. chamaedrys* var. *pubescens* N. Pop. 1916. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Евросиб. эл.

T. chamaedrys subsp. *nuchense* (C. Koch) Rech. f. 1941. — *T. nuchense* C. Koch, 1848. — *T. multinodum* (Bordz.) Juz. 1951. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Кавк. эл.

T. chamaedrys subsp. *trapezunticum* Rech. f. 1941. — *T. trapezunticum* (Rech. f.) Juz. 1954. — СЗЗ; ЗЗ. — Эвкс. эл.

T. canum Fisch. et Mey. 1835. — *T. chamaedrys* var. *canum* (Fisch. et Mey.) Boiss. 1879. — ВК; ВЗ. — Кавк. эл.

T. polium L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Древнесредиз. эл.

Subfam. 2. *Scutellarioideae* Briq.

3. *Scutellaria* L.

S. galericulata L. 1753. — ЗП; ЗК; ЦК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ВП. — Голаркт. эл.

S. hastifolia L. 1753. — ЗП; ЗК. Указан для ВП; ВК. — Евросиб. эл.

S. altissima L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ. Указан для ВК; ЮЗ. — Евросиб. эл.

S. tournefortii Benth. 1832. — Т. — Ирано-тур. эл.

S. albida L. 1771.

S. albida subsp. *albida.* — *S. pallida* Bieb. 1808. — ЗЗ. — Евросиб. эл.

S. albida subsp. *colchica* (Rech. f.) Edmondson, 1980, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 38 : 52. — *S. vacillans* subsp. *colchica* Rech. f. 1941. — *S. peregrina* var. *sibthorpii* Woron. 1909, non *S. sibthorpii* Benth. 1848. — *S. woronowii* Juz. 1951. — *S. sibthorpii* auct. non Benth.: Гроссг. 1932. — ЗЗ. — Эвкс. эл.

S. pontica C. Koch, 1848. — ЗЗ. — Эвкс. эл.

S. helenae Albov, 1891. — *S. pontica* var. *abchasica* Albov, 1893. — ЗЗ. — Эвкс. эл.

S. orientalis L. 1753.

S. orientalis subsp. *orientalis.* — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Кавк. эл.

S. orientalis subsp. *araxensis* (Grossh.) Fed. 1967. — *S. araxensis* Grossh. 1928. — ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

S. orientalis subsp. *daghestanica* (Grossh.) Fed. 1967. — *S. daghestanica* Grossh. 1945. — ВК. — Кавк. эл.

S. orientalis subsp. *granulosa* (Juz.) Fed. 1967. — *S. granulosa* Juz. 1954. — *S. orientalis* var. *chamaedryfolia* f. *elongata* N. Pop. 1916. — *S.boissieri* Sosn. ex Grossh. 1932, nom. ambig. — ВК. — Кавк. эл.

S. orientalis **subsp. *karatschaica* (Charadze) Menits. comb. nov.** — *S. karatschaica* Charadze, 1961, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) 22 : 50. — ? *S. paradoxa* Galuschko, 1970. — ЗК; ЦК; ЗЗ. — Кавк. эл.

S. orientalis subsp. *karjaginii* (Grossh.) Fed. 1967. — *S. karjaginii* Grossh. 1945. — *S. sevanensis* Sosn. ex Grossh. 1932. — *S. darriensis* Grossh. 1945. — *S. improvisa* Grossh. 1949, descr. ross. — *S. rhomboidalis* Grossh. 1950. — ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

S. orientalis subsp. *novorossica* (Juz.) Fed. 1967. — *S. novorossica* Juz. 1951. — *S. tatianae* Juz. 1951. — *S. orientalis* subsp. *tatianae* (Juz.) Fed. 1967. — *S. hirtella, S. hypopolia, S. stevenii, S. taurica* auct. non Juz.: Тер-Хачат. 1967. — СЗЗ. — Кр.-новорос. эл.

S. orientalis subsp. *oreophila* (Grossh.) Fed. 1967. — *S. oreophila* Grossh. 1945. — *S. ossetica* Charadze, 1961. — ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ. Указан для ЗК. — Кавк. эл.

S. orientalis subsp. *platystegia* (Juz.) Fed. 1967. — *S. platystegia* Juz. 1939. — *S. grossheimiana* Juz. 1951. — *S. orientalis* subsp. *grossheimiana* (Juz.) Fed. 1967. — ВЗ; ЮЗ; Т. — Ирано-тур. эл.

S. orientalis subsp. *polyodon* (Juz.) Fed. 1967. — *S. polyodon* Juz. 1939. — *S. oschtenica* Juz. 1954. — ЗК; ЦК; ВК. Указан для ЗП. — Кавк. эл.

S. orientalis subsp. *prilipkoana* (Grossh.) Fed. 1967. — *S. prilipkoana* Grossh. 1945. — *S. orientalis* var. *pinnatifida* N. Pop. 1916. — Т. — Ирано-тур. эл.

S. orientalis subsp. *raddeana* (Juz.) Fed. 1967. — *S. raddeana* Juz. 1939. — *S. leptostegia* Juz. 1951. — *S. orientalis* subsp. *leptostegia* (Juz.) Fed. 1967. — ? *S. andina* Charadze, 1961. — ЦК; ВК. Указан для ЗК. — Кавк. эл.

S. orientalis subsp. *sedelmeyerae* (Juz.) Fed. 1967. — *S. sedelmeyerae* Juz. 1951. — ВЗ; ЮЗ. — Кавк. эл.

S. orientalis subsp. *sosnowskyi* (Takht.) Fed. 1967. — *S. sosnowskyi* Takht. 1940. — *S. orientalis* var. *pinnatifida* Reichenb. 1823. — *S. araratica* Grossh. 1945. — *S. amphichlora* Juz. 1951. — *S. pinnatifida* auct. non A. Hamilt.: Гроссг. 1932. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

Subfam. 3. *Lamioideae*

Tribus 1. *Marrubieae* Endl.

4. *Marrubium* L.

M. vulgare L. 1753. — *M. anisodon* C. Koch, 1848. — *M. kusnetzovii* N. Pop. 1916. — *M. alternidens* auct. non Rech. f.: Кнорр. 1954; Тер-Хачат. 1967. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. — Палеаркт. эл.

M. parviflorum Fisch. et Mey. 1835. — *M. radiatum* auct. non Delil.: Benth. 1848. — ЦЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ВЗ. — Ирано-тур. эл.

M. plumosum C. A. Mey. 1831. — *M. leonuroides* var. *plumosum* (C. A. Mey.) Boiss. 1872. — ВК. — Кавк. эл.

M. catariifolium Desr. 1792. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Кавк. эл.

M. leonuroides Desr. 1792. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ. Указан для ВЗ. — Евросиб. эл.

M. propinquum Fisch. et Mey. 1835. — *M. nanum* Knorr. 1953. — ВК; ЮЗ; Т. Указан для ЗЗ. — Кавк. эл.

M. persicum C. A. Mey. 1831. — ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Ирано-тур. эл.

M. peregrinum L. 1753. — *M. praecox* Janka, 1875. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ. — Евросиб. эл.

M. astracanicum Jacq. 1781. — *M. goktschaicum* N. Pop. 1916. — *M. turkeviczii* Knorr. 1954. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Ирано-тур. эл.

M. purpureum Bunge, 1873. — *M. astracanicum* auct. non Jacq.: Н. Поп. 1916. — ЮЗ; Т. — Ирано-тур. эл.

5. *Sideritis* L.

S. taurica Steph. ex Willd. 1800. — *S. euxina* Juz. 1951. — *S. syriaca* subsp. *taurica* (Willd.) Gladk. 1978. — ЗК; СЗЗ; ЗЗ. — Кр.-новорос. эл.

S. montana L. 1743. — *S. comosa* (Rochel ex Benth.) Stank. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Древнесредиз. эл.

S. balansae Boiss. 1859. — *S. woronowii* Schischk. ex Grossh. 1932. — *Stachys woronowii* (Grossh.) R. Mill. ex Bhattacharjee, 1982, Fl. Turk. 7 : 253. — *Stachys pseudosideritis* Bhattacharjee et Hub.-Mor. 1974, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 33 : 291. — ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

Tribus 2. *Nepeteae* Benth.

6. *Nepeta* L.

N. supina Stev. 1812. — *Dracocephalum caucasicum* Lipsky et Akinf. 1894. — *Nepeta caucasica* (Lipsky et Akinf.) Somm. et Levier, 1897.

N. supina subsp. *supina.* — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ. Указан для ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Кавк. эл.

N. supina subsp. *buschii* (Sosn. et Mand.) Menits. 1987, Фл. Армен. 8 : 42. — *N. buschii* Sosn. et Mand. 1951. — *N. citriodora* auct. non Dumort.: Sosn. et Mand. 1949. — ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ВЗ. — Ирано-тур. эл.

N. cataria L. 1753. — *Cataria vulgaris* Moench, 1794. — *Nepeta macrura* Fisch. ex Spreng. 1825. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Палеаркт. эл.

N. cyanea Stev. 1812. — *N. incana* var. *cyanea* (Stev.) Bieb. 1819. — *N. ruprechtiana* Boiss. 1879. — *N. kubanica* Pojark. 1954. — *N. czegemensis* Pojark. 1954. — ЗК; ЦК; ВК. — Кавк. эл.

N. biebersteiniana (Trautv.) Pojark. 1954. — *N. cyanea* var. *biebersteiniana* Trautv. 1877. — *N. incana* auct. non Ait.: Bieb. 1808. — *N. cyanea* auct. non Stev.: Benth. 1834. — ЗП; ЦК; ВК. — Кавк. эл.

N. grandiflora Bieb. 1808. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ЗП. — Евросиб. эл.

N. zangezura Grossh. 1928. — ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

N. betonicifolia C. A. Mey. 1831. — *N. grandiflora* var. *betonicifolia* (C. A. Mey.) Kusn. 1898.

N. betonicifolia subsp. *betonicifolia.* — *N. buhsei* Pojark. 1953. — *N. racemosa* var. *ghilanica* Benth. 1848. — Т. — Ирано-тур. эл.

N. betonicifolia subsp. *somkhetica* (Kapell.) Menits. 1987, Фл. Армен. 8 : 47. — *N. somkhetica* Kapell. 1931. — *N. grandiflora* var. *glabrata* Kusn. 1898. — ЗК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ЗЗ. — Кавк. эл.

N. betonicifolia subsp. *strictifolia* (Pojark.) Menits. 1987, Фл. Армен. 8 : 47. — *N. strictifolia* Pojark. 1953. — *N. speciosa* Boiss. et Noë, 1859. — *N. grossheimii* Pojark. 1953. — *N. reichenbachiana* auct. non Fisch. et Mey.: Гроссг. 1949. — ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

N. × *alaghezi* Pojark. 1953. — *N. speciosa* auct. non Boiss. et Noë: Е. Буш, 1933. — *N. reichenbachiana* auct. non Fisch. et Mey.: Гроссг. 1949, p. p. (*N. betonicifolia* × *N. racemosa*). — ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

N. racemosa Lam. 1785. — *N. mussinii* Spreng. 1806. — *N. reichenbachiana* Fisch. et Mey. 1841. — *N. grandiflora* var. *mussinii* (Spreng.) Kusn. 1898. — *N. hajastana* Grossh. 1944. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Ирано-тур. эл.

N. transcaucasica Grossh. 1944. — *N. longiflora* auct. non Vent.: C. A. Mey. 1831. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. — Ирано-тур. эл.

N. noraschenica Grossh. 1949. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

N. amoena Stapf, 1885. — *N. troitzkii* Sosn. 1952, descr. georg. — ВЗ; ЮЗ. Указан для ВК. — Ирано-тур. эл.

N. meyeri Benth. 1834. — *N. pallida* C. Koch, 1848. — *N. bordzilovskii* Tamamsch. et Fed. 1949, descr. ross. — *N. micrantha* auct. non Bunge: Boiss. 1879; Гроссг. 1932. — ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ВЗ. — Ирано-тур. эл.

N. teucriifolia Willd. 1809.

N. teucriifolia subsp. *teucriifolia.* — *N. fissa* C. A. Mey. 1831. — ВЗ; ЮЗ; Т. — Ирано-тур. эл.

N. teucriifolia subsp. *daghestanica* (Pojark.) Budantz. 1990, Нов. сист. высш. раст. 27 : 123. — *N. daghestanica* Pojark. 1953. — *N. longituba* Pojark. 1953. — ВК; ВЗ. — Кавк. эл.

N. teucriifolia subsp. *iberica* (Pojark.) Budantz. 1990, Нов. сист. высш. раст. 27 : 123. — *N. iberica* Pojark. 1953. — ЦЗ. — Кавк. эл.

N. lamiifolia Willd. 1809. — *N. brevifolia* C. A. Mey. 1831. — *N. sosnovskyi* Asker. 1954. — ВК; ВЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

N. trautvetteri Boiss. et Buhse, 1860. — *N. leptoclada* Trautv. 1873. — *N. velutina* Pojark. 1953. — *N. fissa* auct. non C. A. Mey.: Hedge et Lamond, 1982, Fl. Turk. 7 : 283. — ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

N. nuda L. 1753. — *N. pannonica* L. 1753. — Все районы. — Палеаркт. эл.

N. sulphurea C. Koch, 1848. — *N. pontica* C. Koch, 1848. — *N. nuda* var. *albiflora* Boiss. 1879. — *N. nawaschinii* Bordz. 1907. — *N. nuda* subsp. *albiflora* (Boiss.) Gams, 1927. — *N. pannonica* subsp. *albiflora* (Boiss.) Soó, 1965. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Ирано-тур. эл.

N. komarovii E. Busch, 1939. — ЦЗ. Указан для ЦК. — Кавк. эл.

N. parviflora Bieb. 1808. — *N. ucranica* auct. non L.: Boiss. 1879; Гроссг. 1932. — ЗП; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ЮЗЗ. Указан для ВП. — Евросиб. эл.

N. ucranica L. 1753. — *Teucrium sibiricum* L. 1753. — *Nepeta schischkinii* Pojark. 1954. — ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЦЗ. — Евросиб. эл.

Примечание. Из окр. г. Еревана (с. Баграван) известны формы с цельнокрайными листьями, относящиеся, по-видимому, к широко распространенному в Турции виду *N. heliotropifolia* Lam. 1785, Encycl. 1 : 711.

N. erivanensis Grossh. 1928. — ? *Oxynepeta involucrata* Bunge, 1873. — ? *Nepeta cryptantha* Boiss. et Hausskn. ex Boiss. 1879. — *N. congesta* Fisch. et Mey. var. *cryptantha* (Boiss.) Hedge et Lamond, 1980, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 38 : 43. — ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

7. *Glechoma* L.

G. hederacea L. 1753. — *Calamintha hederacea* (L.) Scop. 1772. — *Nepeta glechoma* Benth. 1834. — *N. hederacea* (L.) Trev. 1842. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ. Указан для ВП. — Палеаркт. эл.

8. *Dracocephalum* L.

D. bothryoides Stev. 1812. — ВК; ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

D. thymiflorum L. 1753. — ЗП; ЦЗ. Указан для ВП; ЗК; ЦК. — Евросиб. эл.

D. multicaule Montb. et Auch. ex Benth. 1836. — ВК; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ЦЗ. — Ирано-тур. эл.

D. ruyschiana L. 1753. — *Ruyschiana spicata* Mill. 1759. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Палеаркт. эл.

D. austriacum L. 1753. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ЮЗ. — Евросиб. эл.

D. moldavica L. 1753. — *Moldavica punctata* Moench, 1794. — ЗП; ЦК; ЦЗ; Т. Указан для ВП; ВЗ; ЮЗ. — Палеаркт. эл.

9. *Lallemantia* Fisch. et Mey.

L. peltata (L.) Fisch. et Mey. 1839. — *Dracocephalum peltatum* L. 1753. — ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗЗ. — Ирано-тур. эл.

L. canescens (L.) Fisch. et Mey. 1839. — *Dracocephalum canescens* L. 1753. — ЮЗ. Указан для ЮЗЗ. — Ирано-тур. эл.

L. iberica (Stev.) Fisch. et Mey. 1839. — *Dracocephalum ibericum* Bieb. 1808. — *Lallemantia sulphurea* C. Koch, 1848. — ЗП; ЗК; ЦЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

L. royleana (Benth.) Benth. 1848. — *Dracocephalum royleanum* Benth. 1830. — ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

10. *Hymenocrater* Fisch. et Mey.

H. bithuminosus Fisch. et Mey. 1835. — ВЗ; ЮЗ. Указан для ВК. — Ирано-тур. эл.

Tribus 3. *Lamieae*

11. *Prunella* L.

P. vulgaris L. 1753. — *Brunella vulgaris* (L.) Moench, 1794. — Все районы. — Палеаркт. эл.

P. grandiflora (L.) Scholl. 1775. — *P. vulgaris* var. *grandiflora* L. 1753. — *Brunella grandiflora* (L.) Moench, 1794. — ВП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ. — Евросиб. эл.

P. laciniata (L.) L. 1756. — *P. vulgaris* var. *laciniata* L. 1753. — *Brunella laciniata* (L.) Moench, 1794. — *Prunella alba* Pall. ex Bieb. 1808. — Все районы. — Евросиб. эл.

12. *Eremostachys* Bunge

E. laciniata (L.) Bunge, 1830. — *Phlomis laciniata* L. 1763. — *E. iberica* Vis. 1846. — *E. tournefortii* Jaub. et Spach, 1854. — *E. hajastanica* Sosn. ex Grossh. 1932. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Ирано-тур. эл.

E. molucelloides Bunge, 1830.

E. molucelloides subsp. *macrophylla* (Benth.) Takht. 1972. — *E. macrophylla* Montbr. et Auch. ex Benth. 1836. — *E. molucelloides* var. *macrophylla* (Benth.) Regel, 1886. — ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

13. *Phlomis* L.

Ph. fruticosa L. 1753. — ЦЗ. (заносн. ?). — Средиз. эл.

Ph. orientalis Mill. 1768. — (Описан, по-видимому, из Палестины «Jerusalem sage» — Mill., l. c., N 9).

Ph. orientalis **subsp. *caucasica*** **(Rech. f.) Menits. comb. nov.** — *Ph. caucasica* Rech. f. 1940. Österr. Bot. Zeitschr. 89, 4 : 267. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Ирано-тур. эл.

Ph. pungens Willd. 1900. — *Ph. herba-venti* var. *tomentosa* Boiss. 1879. — *Ph. herba-venti* subsp. *pungens* (Willd.) Maire ex DeFilipps, 1971. — *Ph. lenkoranica* Knorr. 1950. — *Ph. herba-venti* subsp. *lenkoranica* (Knorr.) Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 309. — *Ph. pseudopungens* Knorr. 1954. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Палеаркт. эл.

Ph. taurica Hartw. ex Bunge, 1873. — *Ph. majkopensis* (Novopokr.) Grossh. 1949. — *Ph. taurica* subsp. *majkopensis* Novopokr. 1938. — ЗП; ЗК; СЗЗ. — Кр.-новорос. эл.

Ph. tuberosa L. 1753. — *Ph. scythica* Klok. et Shost. 1938. — Все районы. — Палеаркт. эл.

Ph. hybrida Zelen. 1906. — ЗП. — Кр.-новорос. эл.

14. *Galeopsis* L.

G. ladanum L. 1753. — ЗП; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ЮЗ. Указан для ВП; ЗК; ЦК; ВЗ. — Евросиб. эл.

G. speciosa Mill. 1768. — Указан для ЗП. — Евросиб. эл.

G. tetrahit L. 1753.

G. tetrahit subsp. *bifida* (Boenn.) Fries, 1839. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ВП. — Палеаркт. эл.

G. nana Otschiauri, 1987, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) 42. — ЦЗ. Кавк. эл.

15. *Lamium* L.

L. amplexicaule L. 1753. — Все районы. — Палеаркт. эл.

L. paczoskianum Worosch. 1947. — *L. amplexicaule* f. *orientale* Pacz. 1892. — *L. amplexicaule* subsp. *orientale* (Pacz.) P. W. Ball, 1972. — ЗП; ВП. — В. европ. эл.

L. macrodon Boiss. et. Huet ex Boiss. 1859. — *L. ordubadicum* Grossh. 1928. — ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

L. purpureum L. 1753. — *L. caucasicum* Grossh. 1944. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. — Евросиб. эл.

L. tomentosum Willd. 1800. — *L. alpestre* Trautv. 1873. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Кавк. эл.

Примечание. А. П. Хохряков (1991 : 137) считает указание А. А. Дмитриевой (1990, 1 : 245) о распространении *L. tomentosum* в Аджарии ошибочным. По его мнению, там произрастает *L. armenum* Boiss.

L. armenum Boiss. 1846, Diagn. Sér. 1, 7 : 55. — ЗЗ. — Эвкс. эл. (?).

L. album L. 1753.

L. album subsp. *album*. — Все районы. — Палеаркт. эл.

L. album **subsp.** ***sempervirens*** **(Knokhr.) Menits. comb. nov.** — *L. sempervirens* Khokhr. 1989, Бюл. Гл. Бот. сада АН СССР, 152 : 61. — ЗЗ. — Эвкс. эл.

L. album **subsp.** ***transcaucasicum*** **(Knokhr.) Menits. comb. nov.** — *L. transcaucasicum* Khokhr. 1991. Нов. сист. высш. раст. 28 : 136. — ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

L. album **subsp.** ***hyrcanicum*** **(Khokhr.) Menits. comb. nov.** — *L. hyrcanicum* Khokhr. 1991, Нов. сист. высш. раст. 28 : 137. — Т. — Ирано-тур. эл.

L. gundelsheimeri C. Koch, 1843. — *L. maculatum* auct. non (L.) L.: Меницк. 1987, Фл. Армен. 8 : 80. — ЗК; ЦК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ. Указан для ВК. — Ирано-тур. эл.

L. crinitum Montb. et Auch. ex Benth. 1836. — *L. album* subsp. *crinitum* (Benth.) Mennema, 1982, Fl. Iran. 150 : 323. — Т. Указан для ЗЗ; ЮЗЗ. — Ирано-тур. эл.

Примечание. В ЦЗ, ВЗ и ЮЗ встречаются формы *L. album* с длинными (в 2 и более раза длиннее трубки) зубцами чашечки, но они отличаются от *L. crinitum* большей высотой всего растения и редким, а не густым и шерстистым опушением. Приближающиеся к *L. crinitum* (но не полностью идентичные ему по характеру опушения) формы мы видели только в сборах из Т.

L. maculatum (L.) L. 1763. — *L. album* var. *maculatum* L. 1753. — ЗП; ЗК; СЗЗ; ЗЗ. Указан для ВП. — Евросиб. эл.

Примечание. Указания для ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ (Тер-Хачатурова, 1967 : 359 к. 402; Галушко, 1980 : 42; Кутателадзе, Моцерелия, 1987 : 106), возможно, относятся к *L. gundelsheimeri* или к *L. album*, имеющему цветные разновидности, например, var. *vitello-roseum* Knokhr. in sched.

L. galeobdolon (L.) L. 1756. — *Galeopsis galeobdolon* L. 1753. — *Galeobdolon luteum* Huds. 1778. — *Lamiastrum galeobdolon* (L.) Ehrend. et Polatschek, 1966, comb. illeg. — ЗК; ЗЗ; ЮЗЗ. Указан для ВЗ; Т. — Евросиб. эл.

16. *Wiedemannia* Fisch. et Mey.

W. multifida (L.) Benth. 1848. — *Lamium multifidum* L. 1753. — ЮЗЗ. — Ирано-тур. эл.

17. *Leonurus* L.

L. glaucescens Bunge, 1830. — *L. cardiaca* subsp. *glaucescens* (Bunge) Schmalh. 1897. — ЗП; ВП; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Ирано-тур. эл.

L. quinquelobatus Gilib. 1785. — *L. villosus* Desf. ex D'Urv. 1822. — *L. cardiaca* subsp. *villosus* (Desf. ex D'Urv.) Hyl. 1945. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; Т. — Евросиб. эл.

L. marrubiastrum L. 1753. — *Chaiturus leonuroides* Willd. 1787. — *Ch. marrubiastrum* (L.) Ehrh. ex Reichenb. 1831. — ЗП; ВП; ЗК; СЗЗ; ЗЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЦК. — Евросиб. эл.

18. *Lagochilus* Bunge

L. cabulicus Benth. 1848. — ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

19. *Molucella* L.

M. laevis L. 1753. — ВЗ; ЮЗ; Т. — Ирано-тур. эл.

20. *Ballota* L.

B. alba L. 1755. — *B. borealis* Schweig. 1812. — *B. nigra* subsp. *foetida* Hayek, 1929. — ЦЗ. (заносн.?). — Евросиб. эл.

B. nigra L. 1753. — *B. foetida* Lam. 1779, nom. illeg. — *B. ruderalis* Sw. 1809.

B. nigra var. *nigra*. — Все районы. — Евросиб. эл.

***B. nigra* var. *grisea* (Pojark.) Menits. comb. nov.** — *B. grisea* Pojark. 1954, Фл. СССР, 21 : 651. — ВК; ВЗ; Т. — Кавк. эл.

21. *Stachys* L.

S. byzantina C. Koch, 1848. — *S. lanata* Jacq. 1781, non Crantz, 1769. — ? *S. olympica* Poir. 1817, nom. ambig. — ЗК; ВК; ВЗ; ЮЗ; Т. — Средиз. эл.

S. germanica L. 1753. — ? *S. sibirica* auct. non Link: Гроссг. 1932. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для СЗЗ. — Евросиб. эл.

S. spectabilis Choisy ex DC. 1823. — *S. germanica* var. *spectabilis* (DC.) Briq. 1897. — *S. germanica* auct. non L.: Benth. 1836. — *S. intermedia* auct. non Aiton: Гроссг. 1949, Кнорр. 1954. — *S. sibirica* auct. fl. cauc. non Link. — ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

S. balansae Boiss. et Kotschy, 1879.

S. balansae var. *balansae*. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ЗП. — Ирано-тур. эл.

S. balansae var. *latifolia* Kusn. ex Kapeller, 1961. — *S. terekensis* Knorr. 1953. — ЗП; ЗК; ЦК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ. Указан для ЮЗЗ. — Кавк. эл.

S. cretica L. 1753. — ЗП; ЗК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ВЗ. — Средиз. эл.

S. spectabiliformis Kapeller, 1951. — Указан для ЦЗ; ЮЗЗ. — Ирано-тур. эл.

Примечание. Возможно, является гибридом *S. spectabilis* × *S. balansae*.

S. persica Gmel. jun. ex C. A. Mey. 1831. — Т. — Ирано-тур. эл.

S. macrophylla Albov, 1895. — *S. alpina* subsp. *macrophylla* (Albov) Bhattacharjee, 1974, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 33 : 277. — ЗЗ. Указан для ЗК. — Эвкс. эл.

S. setifera C. A. Mey. 1831. — ЗЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. — Ирано-тур. эл.

S. sylvatica L. 1753. — *S. trapezuntea* Boiss. 1859. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ. — Евросиб. эл.

S. palustris L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЦК; ВК. — Евросиб. эл.

S. recta L. 1767. — ЗП; ЗК. — Евросиб. эл.

S. atherocalyx C. Koch, 1848. — *S. sideritoides* C. Koch, 1848, non Gill ex Benth. 1848. — *S. recta* subsp. *atherocalyx* (c. Koch) Derviz-Sokol. 1978, Фл. европ. ч. СССР, 3 : 172. — Все районы. — Кавк. эл.

S. iberica Bieb. 1808. — *S. caucasica* C. Koch, 1848. — ЗК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ЦК; ВК. — Ирано-тур. эл.

S. fruticulosa Bieb. 1798.

S. fruticulosa subsp. *fruticulosa*. — ВК; ЦЗ; ВЗ. — Кавк. эл.

***S. fruticulosa* subsp. *grossheimii* (Kapeller) Menits. comb. nov.** — *S. grossheimii* Kapeller, 1948, Тр. Тбил. бот. инст. 12 : 223. — *S. fruticulosa* var. *macrocheilos* auct. non Boiss.: Гроссг. 1932. — ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

S. lavandulifolia Vahl, 1790. — *Zeitenia orientalis* Gled. 1766, non *Stachys orientalis* L. 1753. — *Sideritis calycantha* Bieb. 1819. — *Stachys zuvandica* Rzazade, 1957. — Ирано-тур. эл.

S. lavandulifolia var. *lavandulifolia*. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

S. lavandulifolia var. *brachyodon* Boiss. 1879. — *S. boissieri* Kapeller, 1951. — ЮЗ.

S. pauli Grossh. 1929. — *S. zapanioides* Woron. 1933. — ВК; ВЗ. — Кавк. эл.

S. annua (L.) L. aggr.

S. annua (L.) L. 1763. — *Betonica annua* L. 1753. — *Stachys adenocalyx* C. Koch, 1848. — Все районы. — Евросиб. эл.

S. pubescens Ten. 1811. — ? *S. talyschensis* Kapeller, 1949. — ЗП; ЗК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЦК; ВК. — Древнесредиз. эл.

S. maritima Gouan, 1764. — ЗЗ. — Древнесредиз. эл.

S. inflata Benth. 1834. — Ирано-тур. эл.

S. inflata subsp. *inflata*. — ЮЗ. Указан для Т.

S. inflata subsp. *caucasica* (Stschegl.) Takht. 1972. — *S. inflata* var. *caucasica* Stschegl. 1851. — *S. stschegleevii* Sosn. 1933. — ЮЗ.

22. *Betonica* L.

B. nivea Stev. aggr.

B. nivea Stev. 1812. — *Stachys nivea* (Stev.) Benth. 1834. — ВК; ВЗ. — Кавк. эл.

B. abchasica (Grossh.) Chinth. 1951. — *B. nivea* var. *abchasica* N. Pop. ex Grossh. 1932. — *B. nivea* subsp. *abchasica* (Grossh.) Bornm. 1936. — ЗК; ЗЗ. — Эвкс. эл.

B. ossetica (Bornm.) Chinth. 1951. — *B. nivea* subsp. *ossetica* Bornm. 1936. — ЦК; ВК. — Кавк. эл.

B. macrantha C. Koch, 1948. — *B. grandiflora* Steph. ex Willd. 1800, non Thuill. 1799. — *Stachys grandiflora* Benth. 1834, non Host, 1831. — *S. macrantha* (C. Koch) Stearn, 1951. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

B. officinalis L. 1753. — *Stachys officinalis* (L.) Trevis. 1842. — *S. betonica* Benth. 1834. — *Betonica glabrata* C. Koch, 1848. — *B. peraucta* Klok. 1960. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ. — Евросиб. эл.

B. orientalis L. 1753. — *B. macrostachya* Wend. 1826. — *Stachys macrostachya* (Wend.) Briq. 1895. — *S. longifolia* Benth. 1834. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

23. *Salvia* L.

S. tomentosa Mill. 1768. — *S. grandiflora* Etl. 1777. — СЗЗ. — Средиз. эл.

S. pachystachys Trautv. 1868. — *S. caespitosa* subsp. *pachystachys* (Trautv.) Bordz. 1915. — *S. michajlowskyi* Sosn. 1913. — ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

S. suffruticosa Montbr. et Auch. ex Benth. 1836. — *S. alexandri* Pobed. 1954. — ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

S. ringens Sibth. et Sm. 1806. — ЗП; ЗК; СЗЗ; ЗЗ. — Средиз. эл.

S. garedji Troitz. 1928. — ВЗ. — Кавк. эл.

S. glutinosa L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ. — Евросиб. эл.

S. viridis L. 1753. — *S. horminum* L. 1753. — *Horminum sativum* Mill. 1768. — *Horminum viride* (L.) Moench, 1794. — *Salvia intercedens* Pobed. 1954. — ЗК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ. Указан для ЗП; ВП; ЦК; СЗЗ; ЗЗ; ЮЗЗ. — Древнесредиз. эл.

S. syriaca L. 1759. — ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

S. spinosa L. 1771. — *S. distincta* Grossh. 1914. — ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

S. reuteriana Boiss. 1844. — *S. nachiczevanica* Pobed. 1954. — *S. kotschyi* auct. non Boiss.: Гроссг. 1936. — ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

S. compar (Wissjulina) Grossh. 1932. — *S. sahendica* subsp. *compar* Trautv. ex Wissjulina, 1929. — *S. trautvetteri* Sosn. 1923, non Regel, 1879. — *S. sahendica* auct. non Boiss. et Buhse: Траутф. 1878. — ЮЗЗ. — Ирано-тур. эл.

S. canescens C. A. Mey. 1831. — Кавк. эл.

S. canescens var. *canescens*. — ЗК; ЦК; ВК.

S. canescens* var. *daghestanica* (Sosn.) Menits. comb. nov. — *S. daghestanica* Sosn. 1951; Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) 16 : 8. — ЦК; ВК.

S. sclarea L. 1753. — ЗП; ЗК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для СЗЗ. — Древнесредиз. эл.

S. aethiopis L. 1753. — Все районы. — Древнесредиз. эл.

S. verbascifolia Bieb. 1817. — *S. microstegia* Boiss. et Bal. 1859. — *S. karabachensis* Pobed. 1954. — *S. alexeenkoi* Pobed. 1961. — *S. candidissima* auct. non Vahl: Bieb. 1808. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

S. grossheimii Sosn. 1933. — *S. hajastana* Pobed. 1954. — ЮЗ. Указан для ЮЗЗ. — Ирано-тур. эл.

S. xanthocheila Boiss. ex Benth. 1848. — Т. Указан (возможно, ошибочно) для ВЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

S. limbata C. A. Mey. 1831. — *S. fominii* Grossh. 1944. — *S. prilipkoana* Grossh. et Sosn. 1944. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Ирано-тур. эл.

S. ceratophylla L. 1753. — ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Ирано-тур. эл.

S. brachyantha (Bordz.) Pobed. 1954. — *S. modesta* var. *brachyantha* Bordz. 1915. — *S. modesta* auct. non Boiss.: Гроссг. 1932; Меницк. 1987. — ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

Примечание. Сравнение кавказского материала с единственным в LE образцом из Турции (prov. Urfa, N 28 278 Davis a. Hedge), определенным как *S. modesta*, показало тождественность этого образца кавказскому материалу. Аутентики *S. modesta* в LE отсутствуют, поэтому мы руководствовались только упомянутым образцом при выборе названия для южнозакавказского шалфея во «Флоре Армении» (Меницкий, 1987).[1] Однако во «Флоре Турции» (Davis et al., 1982 : 438) вышецитированный образец был переопределен I. Hedge как *S. brachyantha*, видимо, после знакомства с типовым материалом.

S. beckeri Trautv. 1875. — ВК. Указан для ВЗ. — Кавк. эл.

S. staminea Montbr. et Auch. ex Benth. 1836.

S. staminea subsp. *armeniaca* Bordz. 1912. — *S. armeniaca* (Bordz.) Grossh. 1928. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

Примечание. Формы с интрогрессией *S. verbascifolia* были описаны как *S. transcaucasica* Pobed. (— ЮЗ). О систематическом положении вида см. Меницкий, 1987 : 124.

S. nemorosa L. 1762. — Евросиб. эл.

S. nemorosa subsp. *tesquicola* (Klok. et Pobed.) Soó, 1965. — *S. tesquicola* Klok. et Pobed. 1954.

S. nemorosa subsp. *tesquicola* var. *tesquicola*. — Все районы.

S. nemorosa **subsp.** ***tesquicola*** **var.** ***fugax*** **(Pobed.) Menits. comb. nov.** — *S. fugax* Pobed. 1954, Фл. СССР, 21 : 663. — ?*S. deserta* Schang. 1824, nom. ambig., sensu auct. cauc. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

S. nutans L. 1753. — ЗП. Указан для ВП. — Евросиб. эл.

S. kuznetzovii Sosn. 1933. — *S. pratensis* var. *caucasica* Kusn. in sched.; Гроссг. 1932. — ЗК; ЦК; ВК. — Кавк. эл.

S. virgata Jacq. 1770. — *S. sibthorpii* Smith, 1806. — *S. campestris* Bieb. 1808. — *S. caucasica* Schrank, 1828. — *S. elenevskyi* Pobed. 1964. — ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗЗ. — Древнесредиз. эл.

S. verbenaca L. 1753. — *S. polymorpha* Bieb. 1819. — ВК; ВЗ; Т. — Древнесредиз. эл.

S. verticillata L. 1753.

S. verticillata subsp. *verticillata*. — Все районы. — Евросиб. эл.

S. verticillata subsp. *amasiaca* (Freyn et Bornm.) Bornm. 1908. — *S. amasiaca* Freyn et Bornm. 1891. — ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

S. dracocephaloides Boiss. 1844. — *Schraderia dracocephaloides* (Boiss.) Pobed. 1954. — *Arischrada dracocephaloides* (Boiss.) Pobed. 1972. — *Salvia hydrangea* auct. non Benth.: Hedge, 1982, Fl. Turk. 7 : 430; id, 1982, Fl. Iran. 150 : 421. — ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

Примечание. От близкого *S. hydrangea* DC. ex Benth. отличается венчиком, почти вдвое превосходящим чашечку, и листьями с 2—3 (а не с 3—4) сегментами.

Tribus 5. *Saturejeae* Briq.

24. *Ziziphora* L.

Z. serpyllacea Bieb. 1798. — *Z. mussinii* Adams, 1805. — *Z. clinopodioides* var. *serpyllacea* (Bieb.) Boiss. 1879. — *Z. stenophylla* Juz. ex Ter-Chatsch. 1952, descr. georg.; id. 1967. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Кавк. эл.

---

[1] Рукопись ее была подготовлена в 1975 г., а опубликована только в 1987 г.

Z. rigida (Boiss.) Stapf, 1885. — *Z. clinopodioides* var. *rigida* Boiss. 1879. — *Z. fasciculata* C. Koch ex Grossh. 1932. — *Z. clinopodioides* subsp. *rigida* (Boiss.) Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 483. — *Z. szowitsii* Rech. f. 1951. — *Z. clinopodioides* subsp. *szowitsii* (Rech. f.) Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 484. — ЦЗ; ЮЗ; Т. — Ирано-тур. эл.

Z. biebersteiniana (Grossh.) Grossh. 1932. — *Z. clinopodioides* var. *biebersteiniana* Grossh. 1920. — ? *Z. pseudodasyantha* Rech. f. 1951. — ЮЗ; Т. — Ирано-тур. эл.

Z. brantii C. Koch, 1843. — ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

Z. raddei Juz. 1954. — *Z. magakjanii* Ter-Chatsch. 1955. — *Z. gundelsheimeri* auct. non C. Koch: Гроссг. 1949. — ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

Z. clinopodioides Lam. 1791. — ? *Z. media* Link, 1821. — *Z. denticulata* (C. Koch) Juz. 1954. — *Z. borzhomica* Juz. 1954. — *Z. dzhavakhishvilii* Juz. 1957. — *Z. brantii* auct. non C. Koch: Гроссг. 1932. — *Z. canescens* auct. non Benth.: Ronn. 1932. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Палеаркт. эл.

Z. woronowii Maleev, 1934. — ЗЗ. — Эвкс. эл.

Z. puschkinii Adams, 1805. — *Z. dasyantha* Bieb. 1808. — *Z. clinopodioides* var. *dasyantha* (Bieb.) Ledeb. 1849. — *Z. karjaginii* Ter-Chatsch. 1955. — ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ. Указан для ЗЗ. — Кавк. эл.

Z. subnivalis Ter-Chatsch. 1951. — ЗК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ. — Кавк. эл.

Z. capitata L. 1753. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Древнесредиз. эл.

Z. tenuior L. 1753. — *Faldermannia parviflora* Trautv. 1840. — *Ziziphora parviflora* (Trautv.) Shost. 1940. — *Faldermannia tenuior* (L.) Ter-Chatsch. 1953. — ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Древнесредиз. эл.

Z. persica Bunge, 1873. — *Faldermannia persica* (Bunge) Nevski, 1937. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Ирано-тур. эл.

25. *Melissa* L.

M. officinalis L. 1753. — *M. altissima* Sibth. et Smith, 1809. — *M. bicornis* Klok. 1960. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. — Древнесредиз. эл.

26. *Satureja* L.

S. hortensis L. 1753. — *S. pachyphylla* C. Koch, 1843. — *S. laxiflora* C. Koch, 1848. — *S. litwinowii* Schmalh. ex Lipsky, 1899. — *S. densiflora* Zeinal. 1969. — *S. borissoviae* Zeinal. 1969. — *Z. zuvandica* D. Kapanadze, 1985. — ЗП; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ВП; ЗК. — Палеаркт. эл.

S. intermedia C. A. Mey. 1831. — Т. — Ирано-тур. эл.

S. bzybica Woron. 1933. — *S. illyrica* auct. non Host.: Гроссг. 1932. — ЗЗ. — Эвкс. эл.

S. montana L. 1753.

S. montana subsp. *montana*. — *S. confinis* Boriss. 1953. — Т. — Древнесредиз. эл.

S. montana subsp. ***subdentata*** **(Boiss.) Menits. comb. nov.** — *S. subdentata* Boiss, 1879, Fl. Or. 4 : 565. — *S. gunibica* Woron. 1933. — ВК. — Кавк. эл.

S. macrantha C. A. Mey. 1846. — ВЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

S. mutica Fisch. et Mey. 1835. — Т. — Ирано-тур. эл.

S. spicigera (C. Koch) Boiss. 1879. — *Micromeria spicigera* C. Koch, 1843. — *Satureja intermedia* var. *laxior* Benth. 1848. — ЗЗ; ЦЗ; ЮЗЗ. Указан для ЗК. — Кавк. эл.

27. *Micromeria* Benth.

M. fruticosa (L.) Druce, 1914. — *Melissa fruticosa* L. 1753.

M. fruticosa subsp. *serpyllifolia* (Bieb.) Davis, 1951. — *Nepeta serpyllifolia* Bieb. 1808. — *Thymus marifolius* Willd. 1809. — *Micromeria serpyllifolia* (Bieb.) Boiss. 1853. — *M. marifolia* (Willd.) Benth. 1834. — ЮЗ. — Средиз. эл.

28. *Calamintha* Mill.

C. debilis (Bunge) Benth. 1848. — *Thymus debilis* Bunge, 1830. — *Melissa debilis* (Bunge) Benth. 1834. — *Calamintha annua* Schrenk, 1842. — *C. caucasica* Somm. et Levier, 1897. — *Satureja debilis* (Bunge) Briq. 1897. — ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Евросиб. эл.

C. menthifolia Host, 1831. — *C. sylvatica* Bromf. 1845. — *C. ascendens* Jord. 1846. — *Melissa intermedia* Baumg. 1816, nom. illeg. — *Calamintha intermedia* H. Br. 1889. — *C. officinalis* auct. non Moench: Борис. 1954. — ЗК; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЦК. — Евросиб. эл.

C. nepeta (L.) Savi, 1798. — *Melissa nepeta* L. 1753. — *M. calamintha* L. 1753. — *Calamintha officinalis* Moench, 1794, quoad typum. — *Thymus glandulosus* Req. 1828. — *Calamintha grandulosa* (Req.) Benth. 1835. — СЗЗ; ЗЗ; Т. Указан для ВК. — Евросиб. эл.

C. grandiflora (L.) Moench, 1794. — *Melissa grandiflora* L. 1753. — *Thymus grandiflorus* (L.) Scop. 1772. — *Satureja grandiflora* (L.) Scheele, 1843. — *Clinopodium grandiflorum* (L.) Kuntze, 1891. — ЗП; ЗК; ЗЗ; ЦЗ; Т. Указан для ЦК; ВЗ. — Евросиб. эл.

29. *Clinopodium* L.

C. vulgare L. 1753. — *Melissa clinopodium* Benth. 1834. — *Calamintha clinopodium* (Benth.) Benth. 1848, comb. illeg. — *Satureja clinopodium* (Benth.) Caruel, 1883. — *S. vulgaris* (L.) Fritsch, 1897. — *Calamintha vulgaris* (L.) Druce, 1906, comb. illeg. — Все районы. — Голаркт. эл.

C. umbrosum (Bieb.) C. Koch, 1848. — *Melissa umbrosa* Bieb. 1808. — *M. intermedia* Baumg. 1816. — *Calamintha umbrosa* (Bieb.) Reichenb. 1831. — ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. — Кавк. эл.

30. *Acinos* Moench

A. arvensis (Lam.) Dandy, 1946. — *Calamintha arvensis* Lam. 1779. — *Thymus acinos* L. 1753. — *Acinos thymoides* Moench, 1794. — *A. vulgaris* Pers. 1806. — *Calamintha acinos* (L.) Clairv. 1811. — Все районы. — Евросиб. эл.

A. rotundifolius Pers. 1806. — *Thymus graveolens* Bieb. 1808. — *Acinos graveolens* (Bieb.) Link, 1822. — *Melissa graveolens* (Bieb.) Benth. 1834. — *Calamintha graveolens* (Bieb.) Benth. 1848. — ЗП; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗК. — Древнесредиз. эл.

31. *Origanum* L.

O. rotundifolium Boiss. 1859. — *Amaracus rotundifolius* (Boiss.) Briq. 1897. — ЗЗ. — Эвкс. эл.

O. vulgare L. 1753. — *O. creticum* L. 1763. — *O. parviflorum* D'Urv. 1822. — *O. pruinosum* C. Koch, 1848. — *O. angustifolium* C. Koch, 1848. — *O. prismaticum* (Gand.) Grossh. 1932. — Все районы. — Голаркт. эл.

32. *Hyssopus* L.

H. angustifolius Bieb. 1808. — *H. orientalis* Adams ex Willd. 1809. — *H. officinalis* var. *angustifolius* (Bieb.) Benth. 1834. — *H. caucasicus* Spreng. 1840. — *H. officinalis* subsp. *angustifolius* (Bieb.) Arcang. 1882. — ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Кавк. эл.

33. *Thymus* L.

Th. tauricus Klok. et Shost. aggr.

Th. helendzhicus Klok. et Shost. 1936. — *Th. hirsutus* auct. non Bieb.: Ronn. 1932. — *Th. humillimus* auct. fl. cauc. non Čelak. — СЗЗ. — Кр.-новорос. эл.

Th. ladjanuricus Kem.-Nath. 1937. — ЗЗ. — Эвкс. эя.

Th. majkopiensis Klok. et Shost. 1936. — ЗК; ЦК. — Кавк. эл.

Th. daghestanicus Klok. et Shost. 1936. — *Th. lipskyi* Klok et Shost. 1936. — *Th. hadzhievii* Grossh. 1944. — *Th. schemachensis* Klok. 1973. — *Th. mashukensis* Klok. 1973. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; ВЗ. — Кавк. эл.

Примечание. Гибридизирует с *Th. coriifolius* Ronn. в ВЗ (*Th.* × *karjaginii* Grossh. 1944).

? *Th. pallasianus* H. Br. 1892. — *Th. odoratissimus* Bieb. 1819, non Mill. 1768. — ? ЗП; ВП; ЦК; СЗЗ.

Примечание. Прохождение гербарных образцов из этих районов сомнительно; возможно, здесь имеют место ошибки в этикетировании. В. Г. Танфильев и В. Н. Кононов (1987) приводят этот вид только для Ергеней, т. е. за пределами Предкавказья.

Th. pulchellus C. A. Mey. 1831. — *Th. pulegioides* subsp. *pulchellus* (C. A. Mey.) Ronn. 1932. — ЗК. — Кавк. эл.

Th. nummularius Bieb. aggr.

Th. nummularius Bieb. 1808. — *Th. pseudonummularius* Klok. et Shost. 1936. — *Th. buschianus* Klok. et Shost. 1936. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ. — Кавк. эл.

Th. pseudopulegioides Klok. et Shost. 1936. — *Th. pulegioides* subsp. *montanus* var. *amplificatus* Ronn. 1932, non *Th. montanus* Waldst. et Kit. b. *amplificatus* Schur. — ЦК; ВК; ЗЗ. — Кавк. эл.

Th. caucasicus Willd. ex Ronn. aggr.

Th. caucasicus Willd. ex Ronn. 1932. — *Th. praecox* subsp. *grossheimii* var. *medwedewii* (Ronn.) Jalas, 1980, Ann. Bot. Fenn. 17 : 323. — ЗК; ЦК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ. — Кавк. эл.

Th. grossheimii Ronn. 1932. — *Th. desjatovae* Ronn. 1932, quoad typo. — *Th. caucasicus* subsp. *grossheimii* (Ronn.) Jalas, 1973, Ann. Bot. Fenn. 10 : 107. — *Th. praecox* subsp. *grossheimii* (Ronn.) Jalas, 1980, Ann. Bot. Fenn. 17 : 323. — ЗЗ; ЦЗ; ЮЗЗ. — Кавк. эл.

Th. collinus Bieb. aggr.

Th. collinus Bieb. 1819. — *Th. desjatovae* var. *kasbekensis* Ronn. 1932. — *Th. armeniacus* Klok. et Shost. 1936. — *Th. perplexus* Klok. 1973. — *Th. deflexus* Klok. 1973. — *Th. terekensis* Klok. 1973. — ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Кавк. эл.

Th. transcaucasicus Ronn. 1932. — *Th. superbus* Ronn. 1932. — *Th. desjatovae* var. *grusinicus* Ronn., var. *praecipuus* Ronn., var. *tephroleucus* Ronn. 1932. — *Th. ziaratinus* Klok. et Shost. 1936. — *Th. fominii* Klok. et Shost. 1936. — *Th. bakurianicus* Klok. 1973. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Кавк. эл.

Th. coriifolius Ronn. 1932. — *Th. sosnowskyi* Grossh. 1944. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ. — Кавк. эл.

Th. kotschyanus Boiss. et Hohen. aggr.

Th. kotschyanus Boiss. et Hohen. 1844. — Ирано-тур. эл.

Th. kotschyanus var. pseudocollinus (Menits.) Menits. comb. nov. — *Th. kotschyanus* subsp. *pseudocollinus* Menits. 1987, Фл. Армен. 8 : 154. — ЮЗЗ, ЮЗ.

Th. kotschyanus var. *migricus* (Klok. et Shost.) Ronn. ex Rech. f. 1954, Phyton (Horn) 5 : 292. — *Th. migricus* Klok. et Shost. 1936. — ЮЗ.

Th. kotschyanus var. *glabrescens* Boiss. 1844. — *Th. kotschyanus* var. *hohenackeri* Ronn. 1932. — ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

Th. kotschyanus var. *kotschyanus*. — *Th. kotschyanus* var. *pseuderiophorus* Rech. f. 1954, Phyton (Horn), 5 : 293. — *Th. trautvetteri* auct. fl. cauc. in sched., non Klok. et Shost. — Т.

Th. kotschyanus var. *eriophorus* (Ronn.) Jalas, 1980, Ann. Bot. Fenn. 17 : 321. — *Th. eriophorus* Ronn. 1932. — ЮЗЗ; ЮЗ.

Th. fedtschenkoi Ronn. 1932. — *Th. kotschyanus* var. *handelii* Ronn. 1932. — *Th. ararati-minoris* Klok. et Shost. 1936. — *Th. kjapazi* Grossh. 1944. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

Th. trautvetteri Klok. et Shost. 1936. — *Th. serpyllum* var. *incanus* Trautv. 1881. — Т. — Ирано-тур. эл.

Th. rariflorus C. Koch, 1848, sensu Klok. et Shost. 1936. — ЦЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. — Ирано-тур. эл.

Th. marschallianus Willd. aggr.

Th. marschallianus Willd. 1801. — *Th. sessilifolius* Klok. 1973. — *Th. pannonicus* auct. non All.: Ronn. 1927. — *Th. dimorphus* auct. non Klok. et Shost.: Клок. 1973, quoad pl. cauc. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ (заносн.); ЮЗЗ (заносн.). — Евросиб. эл.

Th. pastoralis Iljin ex Klok. 1967. — *Th. latissimus* Klok. 1973. — ? *Th. glabrescens* auct. non Willd.: Ronn. 1932. — *Th. latifolius* auct. non (Bess.) Andrz.: Клок. и Шост. 1936. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ (заносн.). — Кавк. эл.

Th. tiflisiensis Klok. et Shost. 1936. — *Th. bulgaricus* Ronn. 1932, quoad pl. cauc., excl. typo. — *Th. glaucus* var. *klokovii* Ronn. 1932. — *Th. klokovii* (Ronn.) Shost. 1936. — ЦЗ; ВЗ. — Кавк. эл.

Th. karamarjanicus Klok. et Shost. 1936. — *Th. pseudobulgaricus* Klok. 1973. — ВЗ. — Кавк. эл.

Примечание. Последний вид крайне близок к *Th. pastoralis*, от которого отличается более ксерофильным габитусом, бо́льшими размерами чашечек и их зеленой окраской, более резко выраженной гетерофилией.

Th. glabrescens Willd. aggr.

Th. markhotensis Maleev, 1930. — *Th. euxinus* Ronn. 1932, non Ronn. ex Stojan. et Stef. 1925, nec H. Br. ex Zelen. 1906. — *Th. dimorphus* auct. non Klok. et Shost. 1936: Клок. 1973. — ЗК; ЦК; СЗЗ. — Кр.-новорос. эл.

Th. elisabethae Klok. et Shost. 1936. — *Th. pseudobulgaricus* Klok. 1973, p. p., excl. typo. — *Th. teberdensis* Klok. 1973. — ЗК; ЦК. — Кавк. эл.

34. *Lycopus* L.

L. europaeus L. 1753. — Все районы. — Евросиб. эл.

L. exaltatus L. f. 1781. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ. — Евросиб. эл.

35. *Mentha* L.

M. pulegium L. 1753. — *Pulegium vulgare* Mill. 1768. — *Mentha daghestanica* Boriss. 1954. — ЗП; ЗК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ВЗ; Т. — Евросиб. эл.

M. micrantha (Benth.) Litw. 1905. — *M. pulegium* var. *micrantha* Benth. 1848. — Указан для ЗП; ЗК; ВК; ВЗ; Т. — В. европ. эл.

M. aquatica L. 1753. — *M. hirsuta* L. 1767. — *M. palustris* Mill. 1768. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; Т. Указан для СЗЗ; ЮЗ. — Евросиб. эл.

M. arvensis L. 1753. — ЗП; ЗК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ВП; ЦК; ЗЗ. — Голаркт. эл.

M. longifolia (L.) Nathh. 1756. — *M. spicata* var. *longifolia* L. 1753. — *M. sylvestris* L. 1763. — Палеаркт. эл.

M. longifolia subsp. *longifolia*. — *M. longifolia* subsp. *caucasica* Briq. 1897. — Все районы.

M. longifolia subsp. *typhoides* (Briq.) Harley, 1980, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 38 : 38. — *M. sylvestris* subsp. *typhoides* Briq. 1889, Bull. Soc. Bot. Genève, 5 : 90. *M. sylvestris* subsp. *calliantha* (Stapf) Briq. 1889, l. c.: 67. — *M. vagans* Boriss. 1954. — ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.

M. spicata L. 1753. — *M. crispa* L. 1753. — *M. viridis* (L.) L. 1763. — ЗП; ЗК; ЗЗ. Указан для ВП; ЦК; ЦЗ. — Евросиб. эл.

Хорологический анализ видов семейства *Lamiaceae* флоры Кавказа

Распределение видов семейства *Lamiaceae* по географическим элементам

Географические элементы	Количество таксонов	%
Голарктический эл.	250	100
Общеголарктический (голарктический плюрирегиональный)	4	1.6
Палеарктический эл.	246	98.4
Общепалеарктический (палеарктический плюрирегиональный)	15	6.0
Бореальный эл.	119	47.6
Евросибирский	119	47.6
Общеевросибирский (преимущественно европейско-кавказский)	47	18.8
Кавказский	53	21.2
Эвксинский	11	4.4
Крымско-новороссийский	6	2.4
Восточноевропейский	2	0.8
Древнесредиземноморский эл.	112	44.8
Общедревнесредиземноморский	18	7.2
Ирано-туранский (преимущественно армено-иранский и гирканский)	88	35.2
Средиземноморский	6	2.4

На территории Кавказа — бывшего острова, а впоследствии полуострова Яфетиды — число бореальных и древнесредиземноморских видов губоцветных приблизительно равно — 119 и 112. Если принять во внимание, что территория древнесредиземноморских районов Кавказа (без учета спорных территорий Турана) — ЮЗЗ, ЮЗ и Т — составляет 1/9—1/10 его площади, то станут ясными значительно бо́льшая видовая насыщенность последнего фитохориона, а также значительная инвазия его элементов в бореальные районы Кавказа. Интересным в распределении здесь древнесредиземноморских видов является факт подавляющего преобладания ирано-туранских (главным образом ирано-анатолийских) элементов (35.2%) над немногочисленными средиземноморскими (2.4%) в этом преимущественно средиземноморском по происхождению семействе. Туранский элемент в этом районе у губоцветных, по-видимому, отсутствует. Границы территории Туранской провинции на Кавказе еще подлежат уточнению ввиду отсутствия здесь характерной для Туранской провинции поясности. На Кавказе в районах, относимых к Турану, на высотах 500—700 м аридные редколесья сменяются мезофильными широколиственными (дубовыми) лесами, чего мы нигде не видим в настоящих туранских горах, леса которых обычно до самых вершин представлены арчевыми редколесьями.

Среди бореальных видов преобладают 2 группы — кавказская (21.2%) и общеевросибирская (преимущественно европейско-кавказская) (18.8%). Значительный процент кавказских видов обусловлен как хорошо выраженным эндемизмом, так и отчасти дробным пониманием видов в таких полиморфных родах, как *Scutellaria*, *Thymus*, и некоторых других, в которых учитывались наряду с линнеонами расы и микровиды видов-агрегатов. Крымско-новороссийские элементы представлены здесь, как и средиземноморские, всего 6 видами, преимущественно эндемиками этой провинции. Эвксинский элемент относительно невелик (4.4%), но более чем в 5 раз превышает восточноевропейский (0.8%), хотя территория последнего фитохориона в пределах Кавказа в несколько раз больше.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амирханов А. М., Комжа А. Л., Филонов Н. Д., Щербаков В. В. Список видов сосудистых растений высокогорий бассейна р. Ардон (Северо-Осетинский заповедник) // Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. М., 1986. С. 107—128. — *Аскерова Р. К.* О котовниках Кавказа (род *Nepeta* L.) // Материалы по флоре и систематике высших растений Азербайджана / Под ред. Я. М. Исаева. Баку: ЭЛМ, 1972. С. 72—110. — *Аскерова Р. К. Nepeta* L. — Кошачья мята // А. А. Гроссгейм. Флора Кавказа. 2-е изд. Л.: Наука, 1967. Т. 7. С. 329—343. — *Гагнидзе Р. И., Мцхветадзе Д. И., Мукбаниани М. В., Челидзе Д. Т.* Ботаническая география и конспект флоры Сванети // Флора и растительность Сванети. Тбилиси: Мецниереба, 1985. 111 с. — *Гагнидзе Р. И., Гвинианидзе З. И., Давлианидзе М. Т., Заутащвили Л. Л., Иванишвили М. А., Капанадзе Д. А., Капеллер О. А., Кутателадзе Ш. И., Лачашвили И. Я., Моцерелия Р. В., Мцхветадзе Д. И., Хинтибидзе Л. С., Албуташвили Е. И. Labiatae* // Флора Грузии. 2-е изд. (на груз. яз.). Тбилиси: Мецниереба, 1987. Т. 11. С. 1—288. — *Галушко А. И. Lamiaceae* Lindl. — Губоцветные // Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовск. гос. ун-та, 1980. Т. 3. С. 23—63. — *Гладкова В. Н., Меницкий Ю. Л. Lamiaceae* Lindl. (*Labiatae* Juss., nom. altern.) // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1978. Т. 3. С. 124—209. — *Гроссгейм А. А. Labiatae* Juss. — Губоцветные // Флора Кавказа. Тифлис; Эривань: Нар. комис. Земледелия ССР Армении, 1932. Т. 3. С. 277—350. — *Гроссгейм А. А. Labiatae* Juss. — Губоцветные // Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука, 1949. С. 322—350. — *Дервиз-Соколова Т. Г.* Заметки о некоторых кавказских видах рода *Stachys* L. // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1977. Т. 14. С. 193—200. — *Дмитриева А. А.* Определитель растений Аджарии. 2-е изд. Т. 1. Тбилиси: Мецниереба, 1990. 328 с. — *Исаев Я. М., Гаджиев В. Д., Алиев Р. А., Рзазаде Р. Я., Ахундов Г. Ф., Аскерова Р. К., Карягин И. И.* Сем. *Labiatae* Juss. — Губоцветные // Флора Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1957. Т. 7. С. 219—338. — *Капеллер О. А.* Род *Stachys* L. на Кавказе. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1961. 140 с. — *Меницкий Ю. Л.* Обзор видов рода *Thymus* L. (*Lamiaceae*) флоры Кавказа // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1986. Т. 23. С. 117—142. — *Меницкий Ю. Л.* Сем. *Lamiaceae* (*Labiatae*) — Губоцветные // Флора Армении / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1987. Т. 8. С. 7—163. — *Меницкий Ю. Л.* Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов Флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521. — *Очиаури Д. А.* Конспект флоры Пирикити Хевсурети. Тбилиси: Мецниереба, 1981. 120 с. — *Попов Н.* Ord. IV. *Labiatae* // Н. И. Кузнецов, Н. А. Буш, А. В. Фомин. Материалы для флоры Кавказа. Юрьев: Тип. Маттисена, 1916. Ч. 4. Вып. 3. С. 1—176. — *Сахокия М. Ф., Хуцишвили Е. И.* Конспект флоры высших растений Хеви (Казбегского района Грузинской ССР). Тбилиси: Мецниереба, 1975. 205 с. — *Танфильев В. Г., Кононов В. Н.* Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь: Ставрополькраймашинформ, 1987. 114 с. — *Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А.* Флора Еревана. Л.: Наука, 1972. 394 с. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области земли. Л.: Наука, 1978. 248 с. — *Тер-Хачатурова С. Я.* Сем. *Labiatae* Juss. — Губоцветные // А. А. Гроссгейм. Флора Кавказа. 2-е изд. Л.: Наука, 1967. Т. 7. С. 297—437. — *Флора* Азербайджана. Т. 7. Баку: Изд-во АН АзССР, 1957. 648 с. — *Флора* Армении / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Т. 8. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1987. 420 с. — *Флора* Грузии (на груз. яз.). Т. 11. Тбилиси: Мецниереба, 1987. 288 с. — *Флора* СССР. Т. 20. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 555 с.; Т. 21. 704 с. — *Хохряков А. П.* Виды ясноток (*Lamium* L., *Lamiaceae*) из родства *Lamium album* L. в Закавказье // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1991. Т. 28. С. 134—140. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР». Т. I—XXX. Л.: Наука, 1973. 668 с. — *Boissier E. Labiatae* // Flora Orientalis. Genevae; Basileae, 1872. T. 4. P. 537—822. — *Davis P. H., Ekim T., Mill R. R., Edmondson J. R., Huber-Morath A., Doroszenko A., Cullen J., Bhattacharjee R., Hedge I. C., Lamond J. M., Ietswaart J. H., Leblebici E., Jalas J., Harley R. M. Labiatae* (*Lamiaceae*) // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh: Univ. Press, 1982. Vol. 7. P. 36—463. — *Rechinger K. H. Labiatae* Juss. // Flora Iranica. Lfg. 150. Graz: Akad. Druck- und Verl.-Anst., 1981. 597 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 XII 1991

УДК 582.949.1

© Бот. журн., 1992, т. 77, № 6

А. Л. Буданцев

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *NEPETA* (*LAMIACEAE*). СЕКЦИИ *MICRANTHAE* И *MIRCRONEPETA*

A. L. BUDANTSEV. CONSPECT OF SPECIES OF THE GENUS *NEPETA* (*LAMIACEAE*). THE SECTIONS *MICRANTHAE* AND *MICRONEPETA*

Представлены систематические обзоры (ключи для определения и аннотированные списки) видов секций *Micranthae* и *Micronepeta* рода *Nepeta*.

В данной статье, которая является продолжением серии публикаций, посвященных систематике рода котовник — *Nepeta* L. (Буданцев, 1990а, б; 1991а, б; 1992), рассматриваются вопросы таксономии однолетних представителей этого рода.

G. Bentham (1848) впервые выделил в самостоятельную секцию *Micronepeta* Benth. виды рода *Nepeta*, представляющие собой однолетние растения с прямой трубкой чашечки и прямым зевом, с венчиками, короче или едва длиннее чашечки, с блестящими эремами. В состав этой секции вошли *N. petraea* Benth., *N. ispahanica* Boiss., *N. schiraziana* Boiss., *N. pungens* (Bunge) Benth., *N. pusilla* Benth., *N. daënensis* Boiss., *N. bracteata* Benth. и *N. saturejoides* Boiss. Остальные известные к тому времени однолетники рода *Nepeta* (*N. ruderalis* Buch.-Ham. ex Benth., *N. humilis* Benth. и *N. micrantha* Bunge) этот автор поместил в секцию *Cataria* Benth. (=*Nepeta*), представители которой отличаются согнутой трубкой чашечки со скошенным зевом и зернисто-бородавчатыми эремами.

В системе рода, предложенной E. Boissier (1879), секция *Micronepeta* Benth. рассматривается в ранге подсекции (§) секции *Eunepeta* Boiss., а однолетники секции *Cataria* (за исключением *N. ruderalis*) составляют вновь описанную подсекцию (§) *Micranthae* Boiss., куда вошел также вид *N. saccarata* Bunge. При разделении этих подсекций Boissier использовал только признак зева чашечки (прямой или скошенный).

В обработке рода *Nepeta* для «Флоры СССР» (Пояркова, 1954) секция *Micronepeta* была восстановлена в своем статусе, а подсекция *Micranthae* возведена в ранг секции. При этом А. И. Пояркова расширила состав последней за счет некоторых видов секции *Micronepeta* sensu Benth. (*N. petraea*, *N. ispahanica*, *N. schiraziana*), которые отличаются от остальных видов *Micronepeta* бородавчатыми эремами. Таким образом, в составе секции *Micronepeta* были оставлены виды с прямой трубкой чашечки, в зеве не скошенной, и гладкими эремами.

Разделение однолетников рода *Nepeta* на секции *Micranthae* и *Micronepeta* было осуществлено и K. Rechinger (1982) — автором ревизии рода во «Flora Iranica». Однако в отличие от Поярковой Rechinger принимает границы секции *Micronepeta* в трактовке Boissier (с учетом вновь описанных видов), исключая из ее характеристики признаки плодов, и подтверждает мнение Bentham о положении *N. ruderalis* (=*N. hindostana* (Roth) *Haines*) в составе секции *Cataria* (см. также примечание к *N. hindostana*).

В данном обзоре принята точка зрения Поярковой в отношении границ упомянутых секций, причем виды секции *Micranthae* рассматриваются нами в составе 2 подсекций — *Micranthae* Boiss. emend. и *Planidentatae* A. Budantz., выделенных на основании различий в деталях строения чашечки.

У секции *Micranthae* и у других секций рода, составленных многолетниками, имеется целый ряд общих признаков. Так, по форме чашечки *N. hindostana* (Roth.) Haines, *N. graciliflora* Benth. и *N. santoana* M. Pop. близки к видам типовой секции. *N. rechingeri* Hedge имеет соцветие, сходное с таковым у *N. floccosa* Benth. из секции *Capituliferae* (Benth.) Pojark., а *N. kurdica* Hausskn. et Bornm. и *N. humilis* отличаются чашечкой с косым зевом, что характерно для видов, родственных *N. teucriifolia* Willd. из секции *Schizocalyx* Pojark. Однако наиболее близок к видам этой секции *N. amoena* Stapf, который производит впечатление межсекционного гибрида. По форме соцветий, чашечке, и в особенности по характеру поверхности эрем, виды секции *Micronepeta* сближаются с видами секции *Spicatae* (Benth.) Pojark. Однако однолетние виды рода *Nepeta* возникли, по-видимому, на относительно ранних этапах его развития, хотя, вероятно, и от разных его ветвей. К такому выводу мы пришли на основании того, что у видов *Micranthae* и *Micronepeta* имеется набор специфических особенностей, которые отсутствуют или слабо представлены у многолетних растений рода. К ним относятся образование пары восходящих боковых ветвей в нижней трети стебля, которые по длине часто превосходят главную ось, а также опушение зева и внутренней поверхности зубцов чашечки, составленное, как правило, более длинными волосками по сравнению с опушением трубки (щетинистые зубцы чашечки встречаются, правда, и у представителей секции *Appendiculae* C. Y. Wu et Hsuan, распространенных на юго-западе и востоке Китая).

Sect. *Micranthae* (Boiss.) Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 380; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 204. — Sect. *Eunepeta* § *Micranthae* Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 639. — Sect. *Micronepeta* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 394, p. p., excl. Typo; Rech. f. 1982, l. c.: 191, p.p. — Sect. *Cataria* Benth. 1848, l. c.: 380, p. min. p., excl. Typo; Rech. f. 1982, l. c.: 140, p. p. quoad *N. hindostana* (Roth) Haines.

Тип: *N. micrantha* Bunge.

Соцветия кистевидные или колосовидные, от продолговатых до головчатых, плотные или расставленные, цветки собраны в ложные мутовки или полузонтики. Прицветники от линейных до широкояйцевидных или лопатчатых, короче чашечки или равны ей. Чашечка с прямой или согнутой трубкой, в зеве скошенная или прямая, щетинистая, зубцы от линейных до яйцевидно-ланцетных, длинно или коротко заостренные, изнутри или в основании щетинистые, венчик синий, пурпурный, розоватый, немного или в 2 раза длиннее чашечки, эремы бородавчатые. Однолетники, двулетники, стебли прямые, простые или разветвленные, средние стеблевые листья на черешках.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ СЕКЦИИ *MICRANTHAE*

1. Трубка чашечки более или менее согнутая, зубцы треугольно-ланцетные или треугольные . . . . 2.
+ Трубка чашечки прямая, зубцы ланцетные . . . . 15.
2. Ложные мутовки сближенные, иногда нижние расставленные, образующие продолговатые или головчатые соцветия на концах главного стебля и боковых ветвей . . . . 3.
+ Соцветия рыхлые, кистевидные, цветки собраны в полузонтики или в ложные мутовки на более или менее длинных цветоносах . . . . 9.
3. Чашечка 7—10 мм дл. . . . . 4.
+ Чашечка 4—6 мм дл. . . . . 6.
4. Стебли опушены железистыми и рассеянными простыми волосками . . . . 9. *N. botschantzevii.*
+ Стебли белошерстистые от длинных простых волосков . . . . 5.
5. Чашечка 9—10 мм дл., венчик 11—12 мм дл. . . . . 10. *N. eriosphaera.*
+ Чашечка 7 мм дл., венчик 8 мм дл. . . . . 11. *N. mirzajanii.*
6. Соцветие шаровидное или яйцевидное, прицветники по краю длинноволосистые, мохнатые, венчик синий . . . . 7.
+ Соцветие продолговатое, прицветники по краю рассеянно реснитчатые, не мохнатые, венчик беловатый . . . . 8. *N. santoana.*
7. Стебли и листья опушены железистыми и редкими простыми волосками, прицветники 3—4 мм дл. . . . . 14. *N. bornmülleri.*
+ Стебли и листья опушены преимущественно простыми волосками с небольшой примесью железистых, прицветники 5—7 мм дл. . . . . 8.
8. Чашечка 6 мм дл., венчик 10—12 мм дл., трубка равна чашечке или на 1 мм длиннее ее . . . . 13. *N. eremophila.*
+ Чашечка 4—5 мм дл., венчик 6—7 мм дл., трубка короче чашечки . . . . 12. *N. ispahanica.*
9. Цветки собраны в рыхлые 3—5-цветковые полузонтики на тонких нитевидных ножках 1.5—3 см дл., прицветники и чашечка коротко прижато опушенные, трубка венчика длиннее чашечки . . . . 1. *N. graciliflora.*
+ Совокупность признаков другая . . . . 10.
10. Зубцы чашечки треугольные, треугольно-ланцетные, коротко или внезапно заостренные . . . . 11.
+ Зубцы чашечки линейно-ланцетные, узкотреугольные, постепенно заостренные . . . . 12.
11. Стебель в соцветии голый или с очень редкими простыми волосками, чашечка 7—9 мм дл., венчик 15—16 мм дл., трубка длиннее чашечки . . . . 5. *N. amoena.*
+ Стебель в соцветии опушенный, чашечка 5—7 мм дл., венчик 7—10 мм дл., трубка короче чашечки . . . . 6. *N. saccharata.*
12. Прицветники равны чашечке или немного короче ее, чашечка 4—6 мм дл. . . . . 13.
+ Прицветники в 2—2.5 раза короче чашечки, чашечка 6—7 мм дл. . . . . 14.
13. Ложные мутовки плотные, на длинных (до 3 см) цветоносах, прицветники широкояйцевидные, венчик 10—11 мм дл., в 2 раза длиннее чашечки . . . . 15. *N. rechingeri.*
+ Ложные мутовки рыхлые, на коротких цветоносах, прицветники линейно-шиловидные, венчик 7—8 мм дл., немного длиннее чашечки . . . . 2. *N. hindostana.*

14. Венчик 6—8 мм дл., немного длиннее чашечки, цветки в нижней и средней частях соцветия собраны в рыхлые полузонтики . . . . 3. *N. micrantha.*

+ Венчик 8—9 мм дл., с трубкой, заключенной в чашечку, цветки в нижней и средней частях соцветия собраны в более или менее плотные ложные мутовки на ножках . . . . 4. *N. meyeri.*

15. Чашечка в зеве прямая . . . . 16.

+ Чашечка в зеве скошенная . . . . 17.

16. Соцветия яйцевидные, плотные, зубцы чашечки заостренные, венчик розовый . . . . 23. *N. schiraziana.*

+ Соцветия разветвленные, кистевидные, зубцы чашечки острые, венчик синий . . . . 6. *N. petraea.*

17. Ложные мутовки сидячие или на коротких (до 4 мм дл.) ножках . . . 18.

+ Цветки собраны в рыхлые полузонтики на длинных (до 5—6 см дл.) ножках . . . . 21.

18. Ложные мутовки сближенные, образующие плотное продолговатое соцветие . . . . 19.

+ Ложные мутовки расставленные на 1.5—3 см, если сближенные, то соцветие разветвленное, кистевидное . . . . 20.

19. Прицветники около 4 мм дл., в 2 раза короче чашечки . . . . 17. *N. wettsteinii.*

+ Прицветники 6—7 мм дл., немного короче чашечки . . . . 19. *N. hymenodonta.*

20. Ложные мутовки сидячие, прицветники линейно-ланцетные . . . . 20. *N. koeieana.*

+ Ложные мутовки на коротких ножках (1—4 мм дл.), прицветники яйцевидные или лопатчатые . . . . 21. *N. bakthiarica.*

21. Прицветники по краю короткореснитчатые, чашечка 6—7 мм дл., листья снизу опушены короткими железистыми волосками . . . . 7. *N. humilis.*

+ Прицветники по краю длинноволосистые, чашечка 8—10 мм дл., листья снизу плотно беловато опушенные . . . . 22.

22. Стебли длинноволосистые, зубцы чашечки 2—3 мм дл. . . . . 22. *N. straussii.*

+ Стебли коротко опушенные, зубцы чашечки 1—2 мм дл. . . . . 18. *N. kurdica.*

Subsect. 1. *Micranthae* Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 639. — Ser. *Micranthae* Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 382, p. p. descr. ross. — Ser. *Amoenae* Pojark. 1954, цит. соч.: 380, descr. ross.

Трубка чашечки согнутая, зубцы треугольно-ланцетные, треугольные.

Тип: *N. micrantha* Bunge.

1. *N. graciliflora* Benth. 1830, in Wall., Pl. As. Rar. 1 : 65; Hook. f. 1885, Fl. Brit. Ind. 4 : 663; Hedge, 1990, Fl. Pakist. 192 : 101.

Описан из Северо-Западной Индии «Hurdwar, 1825, Wallich» (K).

На травянистых склонах в предгорьях, до 1500 м над ур. м.

Распространение. Индия (Кашмир); Пакистан (сев.).

2. *N. hindostana* (Roth) Haines, 1922, Bot. Bihar and Orissa: 744; Hedge and Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 112; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 151; Press, 1982, in Hara et a., Enum. Fl. Pl. Nepal, 3 : 159; Hedge, 1990, Fl. Pakist. 192 : 102. — *Glechoma hindostana* Roth, 1821, Nov. Pl. Sp. Ind. Orient.: 250. — *Nepeta ruderalis* Buch.-Ham. ex Benth. 1830, in Wall., Pl. As. Rar. 1 : 64; Boiss. 1879. Fl. Orient. 4 : 644; Hook. f. 1885, Fl. Brit. Ind. 4 : 661. — *N. calaminthoides* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 382, p. p., excl. typo.

Описан из Восточной Индии «Hindostan, B. Heyne».

На равнинах по берегам рек, вдоль дорог, сорне в посевах, до 2500 м над ур. м.

Распространение. Индия (центральные и северные районы); Непал (зап.); Пакистан (Белуджистан, Читрал); Афганистан (?).

N. hindostana был описан как однолетнее растение, но, по-видимому, встречаются также и двулетние экземпляры, что наряду с внешним сходством с *N. cataria* L. служило основанием некоторым ботаникам (Hedge, Lamond, 1968; Rechinger, 1982) сближать эти виды. *N. hindostana* отличается от *N. cataria* формой листьев, характером опушения и более мелкой чашечкой.

Для территории Афганистана этот вид приводится по экземплярам, собранным Griffith (Rechinger, 1982). Один из этих экземпляров «Afghanistan, N 4005, Griffith» (LE!) оказался идентичным *N. cataria.*

Некоторые экземпляры из Пакистана и Пенджаба, отличающиеся длинным U-образным рубчиком эрем, отмечены как *N.* sp. aff. *hindostana* (Roth) Haines (Hedge, 1990). Поскольку ввиду отсутствия типовых образцов неясно, имеют ли типичные формы *N. hindostana* аналогичные эремы, таксономический статус этой расы остается пока не определенным. Возможно, указанные Hedge растения являются результатом гибридизации *N. hindostana* и *N. brachyantha* Rech. f. et Edelb., для которого также характерны ареолы, достигающие 2/3 размера эрем.

3. *N. micrantha* Bunge, 1830, in Ledeb. Fl. Alt. 2 : 401; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 383; Huang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 308; Гладк. 1978, Фл. европ. ч. СССР, 3 : 148; Цукерв. 1987, Опред. раст. Средн. Азии, 9 : 54.

Тип: Восточный Казахстан «in montibus Arkaul et Dolenkara, C. Meyer» (LE!).

По сухим степям и степным склонам, пескам, галечникам, каменистым и мелкоземистым местам в предгорьях, до 2000 м над ур. м.

Распространение. Восточноевропейская равнина (юг, юго-восток); Казахстан (горы Улутау); Средн. Азия (Тянь-Шань, Памиро-Алай); Китай: Синьцзян (сев.); Монголия (Монгольский Алтай, Джунгария).

Единственный образец из Пакистана «Baluchistan, Stocks, N 1023», который приводился под названием *N. micrantha* (Hedge, Lamond, 1968; Stewart, 1972), оказался идентичным *Drepanocaryum sewertzowii* (Regel) Pojark.

4. *N. meyeri* Benth. 1834, Lab. Gen. Sp.: 478; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 384; Аскер. 1967, в Гроссг. Фл. Кавк. 7 : 338; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 206; Hedge and Lamond, 1982, Fl. Turk. 7 : 285; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 126; Меницк. 1987, Фл. Арм. 8 : 49. — *N. pallida* C. Koch. 1848, Linnaea, 21 : 675; Поярк. 1954, цит. соч.: 386. — *N. micrantha* auct. non Bunge: Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 664. — *N. bordzilovskii* Tamamsch. et Fed. 1949, в Гроссг., Опред. раст. Кавк.: 330, descr. ross.

Тип: Талыш «in locis siccis lapidosis montium Talüsch, prope pagum Swant, C. Meyer» (K, isotypi G, LE, photo!).

Местообитания аналогичны местообитаниям *N. micrantha.*

Распространение. Турция (Армянское нагорье); Иран; Южное Закавказье; Афганистан (Герат).

Очень близок к *N. micrantha*, от которого отличается более крупными цветками и более плотными, многоцветковыми ложными мутовками. На востоке ареала признаки *N. meyeri* менее выражены (ряд экземпляров из Ирана имеет более рыхлые парциальные соцветия). Не имея достаточного материала по *N. meyeri* из Афганистана и Ирана, мы не смогли окончательно решить вопрос о статусе этого вида.

Мелкоцветковые экземпляры *N. meyeri* из Закавказья, описанные как *N. pallida* C. Koch., представляют собой, вероятно, женские особи *N. meyeri.*

5. *N. amoena* Stapf, 1885, Denksch. Acad. Wiss. (Math.-Naturw. Wien), 50 : 50; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 380; Аскер. 1967, в Гроссг. Фл. Кавк. 7 : 339; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 204; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 123; Меницк. 1987, Фл. Арм. 8 : 49. — *N. troitzkii* Sosn. 1952, Фл. Груз. 7 : 303; Поярк. 1954, цит. соч.: 382.

Тип: Сев. Иран «in sabulosis prope Rudbar, 32 IV 1882, J. Polak, Th. Pilcher» (WU).

На каменистых глинистых и песчаных склонах, до 1700 м над ур. м.

Распространение. Иран: Загрос (сев.), Кухруд (сев.); Закавказье.

Близок к *N. saccharata* и *N. meyeri.* От последнего отличается более широкими зубцами чашечки и широкояйцевидными, в основании часто сердцевидными и усеченными листьями. В Закавказье (окр. Худоферинска) собирались экземпляры, гибридные между *N. meyeri* и *N. amoena.*

Вид *N. troitzkii*, описанный из Грузии (окр. пос. Карагез), является формой *N. amoena* с более плотным соцветием и более густо опушенной чашечкой. Эти признаки в разных сочетаниях спорадически встречаются у растений внутри ареала *N. amoena.*

6. *N. saccharata* Bunge, 1873, Mem. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), Ser. 7, 21, 1 : 56; Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 664; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 338; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 204; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 126; Цукерв. 1987, Опред. раст. Средн. Азии, 9 : 55.

Лектотип: Иран «in arenosis m. Elburs, prope pagum Passgala, 17 V 1843, Th. Kotschy» (G, isolectotypus LE!).

На щебнистых и песчаных склонах, галечниках, 1400—2500 м над ур. м.

Распространение. Иран (кроме южных районов); Туркмения (Копетдаг, Бадхыз).

7. *N. humilis* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 382; Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 664; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 207; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 125.

Лектотип: «Persia, N 1743, Aucher-Eloy» (G!).

На каменистых, глинистых и песчаных склонах, выходах известняков, 1000—3100 м над ур. м.

Распространение. Ирак (Курдистан); Иран: Загрос (сев.-зап.).

8. *N. santoana* M. Pop. 1922, Тр. Туркест. гос. унив. 4 : 64; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 390; Цукерв. 1987, Опред. раст. Средн. Азии, 9 : 55.

Тип: «Ферганская обл., Санто, 3 VI 1920, N 403, М. Попов» (TASH, isotypus LE!).

На степных мелкоземистых и каменистых склонах, сорное в посевах, 2000—2800 м над ур. м.

Распространение. Средн. Азия (Памиро-Алай).

9. *N. botschantzevii* Tschern. 1977, Бот. журн. 62, 3 : 397; Цукерв. 1987, Опред. раст. Средн. Азии, 9 : 55.

Тип: «Туркмения, Бадхыз, окр. кордона Акар-чешме, осыпи, 11 V 1976, В. Бочанцев» (LE!).

Известен только по типовому материалу.

Наиболее близок к *N. santoana*, от которого отличается более крупной чашечкой с короткозаостренными зубцами верхней губы и железистым опушением.

10. *N. eriosphaera* Rech. f. et Koeie, 1954, Dan. Biol. Scr. 8, 1 : 31; Hedge and Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 122; Rech. f. 1982, Fl. Iran.

150 : 208; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 124; Hedge, 1990, Fl. Pakist. 192 : 115.

Тип: «Afghanistan, Jija, 900 m, 7 IV 1949, N 3599, M. Koeie» (C, isotypus W, photo!).

На песчаных и каменистых склонах, 900—1700 м над ур. м.

Распространение. Иран (юго-восточные отроги хр. Кухруд); Афганистан (юго-зап., юго-вост.); Пакистан (Белуджистан).

11. *N. mirzajanii* Rech. f. et Esfand, 1952, Österr. Bot. Zeitschr. 99 : 43; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 209; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 126.

Тип: Иран «Baloucestan, Khash, Karavandar, 1 IV 1949, N 435-E, Mirzajan» (W, photo!).

Известен только по типовому материалу.

12. *N. ispahanica* Boiss. 1844, Diagn. Pl. Or. Nov., Sér. 1, 5 : 23; id. 1879, Fl. Orient. 4 : 666; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 389; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 194, p. p.; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 125; Цукерв. 1987, Опред. раст. Средн. Азии, 9 : 55.

Тип: «Persia, prope Ispahan, N 3143, Aucher-Eloy» (G, isotypus LE!).

На мелкоземистых и щебнистых склонах, 800—2000 м над ур. м.

Распространение. Иран (Загрос, Кухруд, Хорасанские горы); Туркмения (Большой Балхан); Афганистан (юго-зап.).

13. *N. eremophila* Hausskn. et Bornm. 1899, Bull. Herb. Boiss. 7, 4 : 238. — *N. ispahanica* auct. non Boiss.: Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 194, p. p.

Лектотип: «Persia austro-orientalis, prov. Kerman, in campis arenosis montis Kuh-tacht-Ali prope Kerman, c. 2000 m. s. m., 2 V 1892, N 5117, J. Bornmüller» (G, iso LE!).

На песках, 1700—2000 м над ур. м.

Распространение. Иран (юго-вост.).

Очень близок к *N. ispahanica*, но отличается от него более крупными чашечкой и венчиком, а также характером местообитаний.

14. *N. bornmülleri* Hausskn. ex Bornm. 1899, Bull. Herb. Boiss. 7, 4 : 237; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 213.

Тип: «Persia australis, prov. Kerman, in monte Kuh-i-Hasar, in apricis subalpinis, 3400 m. s. m., 8 VIII 1892, N 5125, J. Bornmüller» (G, isotypi W, LE!)

Известен только по типовому экземпляру.

15. *N. rechingeri* Hedge, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 119; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 213.

Тип: «Afghanistan, prov. Bamian: in valle Ajar „Konigstal“, a Doab occidentem versus, 35°15′ N, 67°45′ E, 1400—1500 m, 12 VI 1962, N 16636, K. Rechinger» (G!).

По долинам рек, сухим мелкоземистым склонам, 1400—2300 м над ур. м.

Распространение. Афганистан: Гиндукуш (центр).

Значительно обособлен от остальных видов подсекции *Micranthae*. Габитуально схож с *N. floccosa* и, возможно, имеет гибридное происхождение с участием последнего (или близких к *N. floccosa* видов) и видов родства *N. meyeri*.

Subsect. 2. *Planidentatae* A. Budantz. — Calyx tubo recto, dentes lanceolati.

Typus: *N. wettsteinii* H. Braun.

Трубка чашечки прямая, зубцы ланцетные.

Тип: *N. wettsteinii* H. Braun.

16. *N. petraea* Benth., 1848, in DC., Prodr. 12 : 393; Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 665; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 193; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 126.

Тип: «Persia, N 1747, Aucher-Eloy» (G!).

На скалах и каменистых склонах, 1200—2600 м над ур. м.

Распространение: Ирак (Курдистан); Иран (Азербайджан).

17. *N. wettsteinii* H. Braun, 1881, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 39 : 226; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 212; p. p.; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 127, p. p.

Тип: Иран «Zendjanab (Bignal), Knapp» (WU, isotypi B!, W).

На галечниках, 600—2000 м над ур. м.

Распространение. Ирак (Курдистан); Иран; Азербайджан (юго-зап.).

Исследование эрем этого вида на сканирующем электронном микроскопе показало, что их поверхность бугорчатая (что согласуется с первоописанием), а не гладкая, как указывал Rechinger (1982).

18. *N. kurdica* Hausskn. et Bornm. 1899, Bull. Herb. Boiss. 7, 4 : 251. — *N. wettsteinii* auct. non H. Braun: Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 212, p. p.; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 127, p. p.

Тип: «Assyria orientalis (Kurdistania), Riwandous (inter Ourmi et Erbil) in monte Hondarin, 1200 m, 21 VI 1893, N 1689, J. Bornmüller» (G!).

Распространение. Ирак (Курдистан).

Местообитания аналогичны местообитаниям *N. wettsteinii.*

Rechinger (l. c.) считал *N. kurdica* синонимом *N. wettsteinii*, отмечая, правда, что у *N. wettsteinii* прицветники линейные, а у *N. kurdica* ланцетные. Сравнивая типовой материал по этим видам, мы пришли к выводу, что *N. kurdica* отличается также более крупными заостренными прицветниками и чашечкой (см. ключ).

19. *N. hymenodonta* Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 665; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 212; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 125.

Тип: Иран «Inter Yezd et Isfahan, Bunge» (G!).

Известен только по типовому экземпляру.

20. *N. koeieana* Rech. f. 1944, Feddes Repert, 53 : 81. id. 1982, Fl. Iran. 150 : 209; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 125.

Тип: «Iran, 60 km nordostl. von Dizful, 500—700 m, 18 IV 1937, N 390, Koje» (W, photo!, isotypus C).

Известен только по типовому экземпляру.

21. *N. bakhtiarica* Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 210; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 123.

Тип: «Iran, Bakhtiar: Ardal, Sartang Mahmoud, 1800 m, 8 VI 1973, N 15741-E, Iranshahr et Moussavi» (W, photo!).

Известен только по типовому экземпляру.

22. *N. straussii* Hausskn. et Bornm. 1907, Beih. Bot. Centralbl. 22 : 125; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 211; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 127.

Тип: «Persia med.-occ., in monte Oschtorankuh, 1903, VII, N 149, J. Bornmüller, Th. Strauss» (B!).

На сухих склонах, 1500—1800 м над ур. м.

Распространение. Иран (зап.).

23. *N. shiraziana* Boiss. 1846, Diagn. Pl. Or. Nov., Ser. 1, 7 : 52; id. 1879, Fl. Orient. 4 : 666; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 195; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 127.

Тип: «Persia australis, in argillosis, orientem v. spectabilis m. Sabst Buschom, pr. u. Schiraz, 25 V 1842, N 451, Th. Kotschy» (G!).

На каменистых склонах, 1100—3000 м над ур. м.

Распространение. Иран (Иранское нагорье, хр. Кухруд, Хорасанские горы).

Sect. *Micronepeta* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 394, p. p.; Пояркс. 1954, Фл. СССР, 20 : 421; Huang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 312; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 191, p. p. — Sect. *Eunepeta* § *Micronepeta* Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 629, p. p., excl. Typo.

Лектотип: *N. bracteata* Benth.

Соцветия продолговатые или яйцевидные, ложные мутовки плотные или расставленные, сидячие или на коротких ножках. Прицветники от линейно-шиловидных до эллиптически-ланцетных, короче чашечки или равны ей. Чашечка с прямой трубкой, в зеве прямая, зубцы от шиловидных до ланцетных, длинно или коротко заостренные, изнутри или в основании голые или щетинистые, венчик синий, немного длиннее чашечки. Эремы гладкие. Однолетники, стебли прямые, разветвленные в основании, реже простые, средние стеблевые листья на черешках.

В отличие от секции *Micranthae*, бóльшая часть видов которой сосредоточена в Иране и на Кавказе, виды секции *Micronepeta* распространены в основном на северо-востоке и востоке Афганистана, в Пакистане, а также в Восточном Казахстане, горной Средней Азии и в прилегающих к ним районах Монголии и Китая. Лишь *N. pungens* (Bunge) Benth. и *N. bracteata* Benth. доходят на западе до Кухруда и Загроса.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ СЕКЦИИ *MICRONEPETA*

1. Листья (в особенности их черешки), прицветники и чашечка белошерстистые или паутинисто опушенные . . . . 2.
+ Растения зеленые или сероватые от короткого прижатого опушения . . . . 3.
2. Листья в основании усеченные или широкосердцевидные, прицветники от продолговато-обратнояйцевидных до эллиптически-ланцетных, стебли коротко опушенные . . . . 4. *N. spathulifera*.
+ Листья в основании клиновидные, прицветники узко линейно-шиловидные, стебли мохнатые от густых оттопыренных волосков . . . . . . 5. *N. podlechii*.
3. Соцветия продолговатые, ложные мутовки более или менее расставленные, чашечка в зеве без щетинистых волосков, зубцы ланцетные, изнутри опушенные . . . . 4.
+ Соцветия яйцевидные, плотные, чашечка в зеве щетинистая, зубцы шиловидные, изнутри голые . . . . 5.
4. Листья ланцетные, цельнокрайные или с 1—2 зубцами, стебли, прицветники и чашечка опушены простыми и железистыми волосками, все ложные мутовки расставленные, зубцы чашечки резко суженные в остевидное окончание . . . . 7. *N. saturejoides*.
+ Листья удлиненно-эллиптические, пильчато-зубчатые, стебли, прицветники и чашечка опушены короткими прижатыми волосками и сидячими железками, ложные мутовки в верхней части соцветия сближенные, зубцы чашечки постепенно заостренные . . . . 6. *N. pungens*.
5. Прицветные листья продолговато-ланцетные, чашечка 4—5 мм дл. . . . . 6.
+ Прицветные листья яйцевидные, широкояйцевидные, чашечка 6—7 мм дл. . . . . 1. *N. bracteata*.

6. Листья цельнокрайные или с 1—2 зубцами, от линейно-ланцетных до удлиненно-эллиптических . . . . 2. *N. daënensis*.
+ Листья выемчато-зубчатые, треугольные или ромбические . . . 3. *N. nawarica*.

1. *N. bracteata* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 395; Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 667; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 422; Hedge and Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 120; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 196; Цукерв. 1987, Опред. раст. Средн. Азии, 9 : 57; Hedge, 1990, Fl. Pakist. 192 : 110. — *N. globiflora* Bunge, 1859, Delect. Sem. Horto Bot. Dorpat: 4; Boiss. 1879, l. c.: 667, Цукерв. 1987, цит. соч.: 56.

Тип: Иран «Ispahan, N 5136, Aucher-Eloy» (G, isotypi LE!, K).

На каменистых, мелкоземистых, щебнистых склонах, осыпях, песках, 1500—3300 м над ур. м.

Распространение. Средн. Азия (Памиро-Алай); Пакистан: Белуджистан (Кветта); Афганистан (горные районы, кроме юга); Иран (Хорасанские горы, Загрос, Кухруд, Систан).

2. *N. daënensis* Boiss. 1846, Diagn. Pl. Or. Sér. 1, 7 : 53; id. 1879, Fl. Orient. 4 : 667; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 425; Hedge and Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 120; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 200; Цукерв. 1987, Опред. раст. Средн. Азии, 9 : 57; Hedge, 1990, Fl. Pakist. 192 : 111.

Тип: Иран «in lapidosis regionum altiorum montis Kuh-Daena, 11 VII 1845, N 915b, T. Kotschy» (G, isotypi LE!, E, K).

На каменистых, щебнистых склонах, скалах, среди кустарниковых группировок, сорное в посевах, 1900—4000 м над ур. м.

Распространение. Средн. Азия (Памир); Пакистан (Читрал, Куррам); Афганистан (Гиндукуш).

3. *N. nawarica* Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 198.

Тип: «E. Afghanistan, Ghazni, ad marginem borealem altoplanitiei Dasht-i Nawar, 3100 m, 20 VII 1967, N 37385, K. Rechinger» (W, photo!).

Известен только по типовому материалу.

4. *N. spathulifera* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 280; Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 668; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 427; Hedge and Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 221; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 199, p. p.; Цукерв. 1987, Опред. раст. Средн. Азии, 9 : 57. — *N. reniformis* Briq. 1908, Bot. Tidsskr. 28 : 236. — *N. fallax* Briq. 1908, l. c.: 237.

Тип: «Afghanistan, Griffith» (K).

На осыпях, каменистых и щебнистых склонах, 2200—4500 м над ур. м.

Распространение. Средн. Азия (Памир); Афганистан (Гиндукуш).

5. *N. podlechii* Rech. f. 1979, Candollea, 34 : 6; id. 1982, Fl. Iran. 150 : 199.

Тип: «Afghanistan, Ghorband, in valle Ghorband prope Sulbinak, 2560 m, 8 VI 1970, N 22244, Podlech» (M).

Известен только по типовому образцу.

6. *N. pungens* (Bunge) Benth. 1834, Lab. Gen. Sp.: 487; Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 666; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 429; Hedge and Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 119; Чернева, 1970, Раст. Центр. Азии, 5 : 35; Huang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 313; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 202; Liu, 1985, Acta Bot. Bor.-Occ. Sin. 5, 3 : 246; Цукерв. 1987, Опред. раст. Средн. Азии, 9 : 57; Hedge, 1990, Fl. Pakist. 192 : 114. — *Ziziphora pungens* Bunge, 1829, in Ledeb. Fl. Alt. 1 : 23. — *Nepeta pusilla* Benth. 1834, l. c.: 438. — *N. chenopodiifolia* Stapf. 1885, Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw. Wien), 50,

1 : 46 «chenopodicifolia». — *N. fedtschenkoi* Pojark. 1954, цит. соч.: 524; Huang, 1977, l. c.: 314; Liu, 1985, l. c.: 248 — *N. microcephala* Pojark. 1954, цит. соч.: 525.

Описан из Восточного Казахстана «in m. Arkaul, Meyer» (LE!).

На каменистых, щебнистых склонах, пестроцветах, такырах, по сухим речным руслам, 1300—2700 м над ур. м.

Распространение. Казахстан; Средн. Азия (Тянь-Шань, Памиро-Алай, Бадхыз, Копетдаг (Большой Балхан)); Иран (хр. Кухруд, Хорасанские горы); Афганистан (Паропамиз); Пакистан (Читрал, Кветта); Китай (Синьцзян); Монголия (Джунгария).

7. *N. saturejoides* Boiss. 1844, Diagn. Pl. Or., Ser. 1, 5 : 24; id. 1879, Fl. Orient. 4 : 667; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 435; Hedge and Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 120; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 201; Цукерв. 1987, Опред. раст. Средн. Азии, 9 : 58; Hedge, 1990, Fl. Pakist. 192 : 112.

Тип: Иран «Ispahan, N 5147, Aucher-Eloy» (G, isotypi LE!, K).

На каменистых и мелкоземистых склонах, пестроцветах, галечниках, скалах, 900—3200 м над ур. м.

Распространение. Казахстан (зап., юг); Средн. Азия (Тянь-Шань, Памиро-Алай, Зап. Памир, Бадхыз); Пакистан: Белуджистан (Кветта); Афганистан (Паропамиз, Гиндукуш); Иран (хр. Кухруд, Хорасанские горы).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев А. Л. Систематика рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Виды секции *Spicatae* // Бот. журн. 1990а. Т. 75. № 7. С. 1004—1013. — *Буданцев А. Л.* Систематика рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Виды секции *Schizocalyx* // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1990б. Т. 27. С. 121—125. — *Буданцев А. Л.* Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секции *Capituliferae* и *Denudatae* // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 9. С. 1317—1322. — *Буданцев А. Л.* Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секции *Macrostegiae* и *Setanepeta* // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 11. С. 1660—1607. — *Буданцев А. Л.* Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секция *Nepeta* // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 1. С. 115—126. — *Пояркова А. И.* Род Котовник — *Nepeta* L. // Флора СССР. Л.: Наука, 1954. Т. 20. С. 286—437. — *Bentham G.* *Nepeta* L. // De Candolle A. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1848. T. 12. P. 370—396. — *Boissier E.* Flora Orientalis. Vol. 4. Genevae; Basileae, 1879. 1276 p. — *Hedge I. C.* *Labiatae* // Flora of Pakistan. N 192. Edinburgh, 1990. 310 p. — *Hedge I. C., Lamond J. M.* Studies in the flora of Afghanistan. VII // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1968. Vol. 28. N 2. P. 89—161. — *Rechinger K. H.* *Nepeta* L. // Flora Iranica. Graz, 1982. N 150. P. 108—216. — *Stewart R. R.* Annotated catalogue of the vascular plants of West Pakistan and Kashmir. Karachi, 1972. 1028 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 29 I 1992

УДК 582.542.1 (574.4)

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 6

Ю. А. Котухов

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *ELYMUS* (*POACEAE*) ИЗ ВОСТОЧНОГО КАЗАХСТАНА

Yu. A. KOTUKHOV. THE NEW SPECIES OF THE GENUS *ELYMUS* (*POACEAE*) FROM THE EASTERN KAZAKHSTAN

Описаны 6 новых видов рода *Elymus* из Восточного Казахстана.

Elymus karakabinicus Kotuch. sp. nov. — Planta perennis, dense caespitosa, glauco-viridis. Culmi 70—100 cm alti, glabri. Folia plana, ad 8 mm lt., glabra vel supra sparse pilosa. Spicae 9—15 cm lg., 0.4—0.6 cm lt., griseo-violaceae, erectae, densae. Rachis glabra, secus costas breviter et rigide setosa. Glumae parum inaequales, lanceolato-oblongae, apice subito acutatae, arista recta ad 3 mm lg., nervis 3—6, secus nervos scabrae; gluma inferior lemmate accumbenti 2—2.5 mm brevior. Rachilla haud dense et brevissime pilosa. Lemmata 8—10 mm lg., subglabra, rarius secus nervos scabriuscula. Paleae secus carinas dense et breviter setulosae, inter carinas glabrae, lemmatis vix breviores vel aequales. Callus lateribus breviter pilosus. Antherae ca. 2 mm. lg.

Typus: Altai Australis, jugum Tarbagatai, depressio Karakabinica, 1800 m s. m., tumuli morenici tecti, prata graminosa substepposa, 25 VIII 1984, Ju. Kotuchov (LE).

Affinitas. Speciebus *Elymus komarovii* (Nevski) Tzvel. et *E. tianschanigenus* Czer. affinis, sed lemmatis subglabris et rachilla brevissime pilosa bene differt.

Area geographica. Montes Altaici Australes.

Сизовато-зеленое плотнодерновинное многолетнее растение. Стебли 70—100 см выс., голые. Листья плоские, до 8 мм шир., голые или с верхней стороны с рассеянными волосками. Колосья 9—15 см дл., 0.4—0.6 см шир., серовато-фиолетовые прямостоячие, густые. Ось колоса голая, по ребрам с короткими жесткими щетинками. Колосковые чешуи немного неравные, ланцетно-продолговатые, на верхушке быстро заостренные, с прямой (до 3 мм дл.) остью, с 3—6 жилками, по жилкам шероховатые, нижняя колосковая чешуя на 2—2.5 мм короче прилежащей цветковой чешуи. Ось колоска негусто и очень коротковолосистая. Нижние цветковые чешуи 8—10 мм дл., почти голые, реже по жилкам слабо шероховатые, на верхушке с прямой (7—9 мм дл.) остью. Верхние цветковые чешуи по килям с негустыми короткими щетинками, между килями голые, немного короче нижних цветковых чешуй или равные им. Каллус по бокам коротковолосистый. Пыльники около 2 мм дл.

Тип: Южный Алтай, хр. Тарбагатай, Каракабинская впадина, 1800 м над ур. м., зарастающие моренные бугры, остепненные злаковые луга, 25 VIII 1984, Ю. Котухов (LE).

Родство. Близок к *E. komarovii* (Nevski) Tzvel. и *E. tianschanigenus* Czer., но хорошо отличается от обоих почти гладкими нижними цветковыми чешуями и очень коротковолосистой осью колоска.

Географическое распространение. Горы Южного Алтая.

Elymus occidentali-altaicus Kotuch. sp. nov. — Planta perennis, laxe caespitosa, glauco-viridis. Culmi 60—100 cm alti, glabri. Folia plana, ad 10 mm lt., supra laevia vel secus nervos scabriuscula, rarius sparse et longe pilosa, subtus glabra. Spicae 10—20 cm lg., ca. 0.4—0.5 cm lt., glauco-virides, erectae, spiculis sat distantibus. Rachis glabra, secus costas sparse et breviter aculeolata. Glumae aequales vel subaequales, lanceolato-oblongae, apica subito et breviter acutatae, quinquenerves, secus nervos scabrae, lemmatis accumbentibus 2.5—3 mm breviores. Rachilla sparse et brevissime pilosa. Lemmata ca. 10 mm lg., apice breviter aristata (arista 1.5—2.5 mm lg.), glabra, laevia, rarius scabriuscula (brevissime crasseque aculeolata). Paleae lemmatis aequales vel parum breviores, secus carinas aculeolatae, inter carinas glabrae. Callus breviter pilosus. Antherae 2.5—3 mm lg.

Typus: Altai Occidentalis, jugum Ivanovski, locus Kedrovaja Jama, 1900 m s. m., silva collucata (*Pinus sibirica*), loci substepposi, 13 VIII 1977, Ju. Kotuchov (LE).

Affinitas. Speciebus *Elymus abolinii* (Drob.) Tzvel. et *E. nevskii* Tzvel. affinis, sed a priore rachilla solum secus costas scabra, a posteriore spicis laxioribus differt.

Area geographica. Montes Altaici Occidentales.

Probabiliter species hybridogena est: *E. nevskii* × *E. mutabilis* (Drob.) Tzvel.

Сизовато-зеленое рыхлодерновинное многолетнее растение. Стебли 60—100 см выс., голые. Листья плоские, до 10 мм шир., сверху гладкие или по жилкам слабо шероховатые, реже рассеянно длинноволосистые, снизу голые. Колосья 10—20 см дл., около 0.4—0.5 см шир., сизовато-зеленые прямостоячие, с довольно расставленными колосками. Ось колоса голая, по ребрам с редкими короткими шипиками. Колосковые чешуи равные или почти равные, ланцетно-продолговатые, на верхушке быстро и коротко заостренные, с 5 жилками, по жилкам шероховатые, короче на 2.5—3 мм прилежащих нижних цветковых чешуй. Ось колоска редко и очень коротковолосистая. Нижние цветковые чешуи около 10 мм дл., на верхушке короткоостистые, с остью 1.5—2.5 мм дл., голые, гладкие, реже слабо шероховатые от очень коротких толстых шипиков. Верхние цветковые чешуи равные нижним цветковым чешуям или немного короче их, по килям с короткими щетинками, между килями голые. Каллус коротковолосистый. Пыльники 2.5—3 мм дл.

Тип: Западный Алтай, хр. Ивановский, урочище Кедровая Яма, 1900 м над ур. м., изреженный кедрач, остепненные участки, 13 VIII 1977, Ю. Котухов (LE).

Родство. Близок к *E. abolinii* (Drob.) Tzvel. и *E. nevskii* Tzvel. От *E. abolinii* отличается шероховатой лишь по ребрам осью колосьев, а от *E. nevskii* — менее густыми колосьями.

Географическое распространение. Горы Западного Алтая.

Вид, возникший, вероятно, как гибрид *E. nevskii* и *E. mutabilis* (Drob.) Tzvel.

Elymus tzvelevii **Kotuch. sp. nov.** — Planta perennis, dense caespitosa. Culmi 30—70 cm alti, glabri. Folia sat angusta, ad 7 mm lt., plana, supra glabra vel scabriuscula, subtus secus costas sparse et longe pilosa. Spicae glauco-violaceae, (3)5—10(12) cm lg., 0.4—0.6 cm lt., densae, erectae. Rachis glabra, sed secus costas breviter setulosa. Glumae lanceolato-oblongae, aequales vel subaequales, 3—4-nerves, secus nervos scabrae, lemmatis accumbentibus sesqui vel duplo breviores, apice sensim acutatae, arista ad 7 mm lg. Rachilla dense breviter setosa. Lemmata 7—9 mm lg., scabra, apice arista ad 15 mm lg. plus minusve revurvata. Paleae lemmatis aequales, secus carinas setulis sat longis tectae, inter carinas breviter et sparse pilosae. Callus lateribus breviter pilosus. Antherae 1.5 mm lg.

Typus: Altai Australis, jugum Altai Australis, 2500 m s. m., in fluxu superiore fl. Buchtarma, tumuli morenici, prata graminosa substepposa, 18 VII 1990, Ju. Kotuchov (LE).

Affinitas. Habitu speciei *Elymus schrenkianus* (Fisch. et Mey.) Tzvel. similis, sed vaginis glabris, spicis bilateralibus, lemmatis brevioribus (7—9, nec 4—11 mm lg.), aristis lemmatum brevioribus (12—15, nec 15—22 mm lg.), antheris brevioribus (1.5, nec 1.5—1.8 mm lg.) differt.

Area geographica. Montes Altaici Australes.

Probabiliter species hybridogena est: *E. schrenkianus* × *E. praecaespitosus* (Nevski) Tzvel.

Species in honorem agrostologi cl. N. N. Tzvelevii nominatur.

Плотнодерновинное многолетнее растение. Стебли 30—70 см выс., голые. Листья довольно узкие, до 7 мм шир., плоские, сверху голые или слабо шероховатые, снизу по ребрам рассеянно длинноволосистые. Колосья сизовато-фиолетовые, 3(5)—10(12) см дл., 0.4—0.6 см шир., густые, прямостоячие. Ось колоса голая, но по ребрам с короткими щетинками. Колосковые чешуи ланцетно-продолговатые, равные или почти равные, с 3—4 жилками, по жилкам шероховатые, в 1.5—2 раза короче прилежащих нижних цветковых чешуй, на верхушке постепенно заостренные, с остью до 7 мм дл. Ось колоска густо коротко-щетинистая. Нижние цветковые чешуи 7—9 мм дл., шероховатые, на верхушке с более или менее отогнутой в сторону остью до 15 мм дл. Верхние цветковые чешуи равные нижним цветковым чешуям, по килям с довольно длинными щетинками, между килями с короткими рассеянными волосками. Каллус по бокам коротковолосистый. Пыльники 1.5 мм дл.

Тип: Южный Алтай, хр. Южный Алтай, 2500 м над ур. м., верховье р. Бухтарма, моренные бугры, остепненные злаковые луга, 18 VII 1990, Ю. Котухов (LE).

Родство. По габитусу похож на *E. schrenkianus* (Fisch. et Mey.) Tzvel., но отличается от него голыми влагалищами листьев, двухсторонними колосьями, более короткими нижними цветковыми чешуями (7—9, а не 4—11 мм дл.), более короткими остями нижних цветковых чешуй (12—15, а не 15—22 мм дл.) и более короткими пыльниками (1.5 мм, а не 1.5—1.8 мм дл.).

Географическое распространение. Горы Южного Алтая; в частности, вид широко распространен по зарастающим моренным буграм на плато Укок.

Вероятно, является гибридом *E. schrenkianus* (Fisch. et Mey.) Tzvel. и *E. praecaespitosus* (Nevski) Tzvel.

Вид назван в честь известного агростолога Николая Николаевича Цвелева.

Elymus buchtarmensis Kotuch. sp. nov. — Planta perennis, dense caespitosa. Culmi 90—110 cm alti, glabri. Folia plana, 6—11 mm lt., supra scabra, rarius sparse pilosa, subtus glabra. Spicae 9—16 cm lg., 0.8—1.2 cm lt., erectae, sat densae. Rachis glabra, secus costas breviter setulosa. Glumae oblongo-lanceolatae, sat inaequales, 8—11 mm lg., 5(7)-nerves, secus nervos scabriusculae, subito acutatae, inaequilaterales, apice in dentem abeuntes marginibus albomembranaceae. Rachilla breviter pilosa. Lemmata 10—12 mm lg., breviter pilosa, apice in aristam 20—25 mm lg. subrectam abeuntia. Paleae lemmatis aequales, secus carinas ciliatae, inter carinas breviter pubescentes. Callus breviter pilosus. Antherae 2—2.5 mm lg.

Typus: Altai Australis, in fluxu superiore fl. Buchtarma, 2100 m s. m., declivitas australi-occidentalis, laricetum collucatum, prata graminosa substepposa, 22 VII 1990, Ju. Kotuchov (LE).

Affinitas. Speciei *E. fedtschenkoi* Tzvel. affinis, sed glumis brevioribus (8—11, nec 10—18 mm lg.), 5—7 (nec 5—11)-nervibus et aristis lemmatum brevioribus subrectis (nec recurvatis) bene differt.

Area geographica. Montes Altaici Australes.

Probabiliter species hybridogena est: *E. fedtschenkoi* × *E. tianschanigenus.*

Плотнодерновинное многолетнее растение. Стебли 90—110 см выс., голые. Листья плоские, 6—11 мм шир., сверху шероховатые, реже рассеянно волосистые, снизу голые. Колосья 9—16 см дл., 0.8—1.2 см шир., прямостоячие, относительно густые. Ось колоса голая, по ребрам короткощетинистая. Колосковые чешуи продолговато-ланцетные, несколько неравные, 8—11 мм дл., с 5(7) жилками, по жилкам слабо шероховатые, внезапно заостренные, неравнобокие, с зубцом на верхушке, по краям белоперепончатые. Ось колоса коротковолосистая. Нижние цветковые чешуи 10—12 мм дл., коротковолосистые, на верхушке с почти прямой (20—25 мм дл.) остью. Верхние цветковые чешуи равные нижним цветковым чешуям, по килям реснитчатые, между килями короткоопушенные. Каллус коротковолосистый. Пыльники 2—2.5 мм дл.

Тип: Южный Алтай, верховье р. Бухтарма, 2100 м над ур. м., юго-западный склон, разреженный лиственничный лес, остепненные злаковые луга, 22 VII 1990, Ю. Котухов (LE).

Родство. Близок к *E. fedtschenkoi* Tzvel., но хорошо отличается от него более короткими колосковыми чешуями (8—11, а не 10—18 мм дл.) с 5—7 жилками (а не 5—11) и более короткими, почти прямыми остями нижних цветковых чешуй (а не отогнутыми в сторону).

Географическое распространение. Горы Южного Алтая.

Гибридогенный вид, возникший, по-видимому, от скрещивания *E. fedtschenkoi* Tzvel. и *E. tianschanigenus* Czer.

Elymus marmoreus **Kotuch. sp nov.** — Planta perennis, laxe caespitosa, glauco-viridis. Culmi 150—190 cm alti, glabri, sub spicis leviter scabri. Folia plana, griseolo-viridia, ad 12 mm lt., utrinque scabra. Spicae longae, curvatae, 12—24 cm lg., 0.4—0.6 cm lt., sat densae. Rachis glabra et scabriuscula, secus costas crasse et breviter aculeolata. Glumae lineari-lanceolatae, subaequales, 8—10 mm lg., scabrae, trinerves, apice sensim acutatae et in mucronem aristiformem ad 2 mm lg. abeuntes, intus sparse pilosae. Rachilla breviter pilosa. Lemmata 8—10 mm lg., dorso leviter scabriuscula vel sublaevia, lateribus scabra, acutata, arista brevi (2—4 mm lg.). Paleae lemmatis paulo breviores, secus carinas breviter et crasse aculeolatae, inter carinas sparse et breviter pilosae. Callus breviter pilosus. Antherae 1.7—2 mm lg.

Typus: Altai Australis, jugum Azutau, mons Mramornaja, declivitas orientalis, 1100 m s. m., inter frutices (*Daphne altaica* Pall., *Astragalus veresczaginii* Kryl. et Sumn., *A. majevskianus* Kryl. et al.), 20 VIII 1988, Ju. Kotuchov (LE).

Affinitas. A specie *E. mutabilis* (Drob.) Tzvel. spicis longioribus (12—24, non 10—20 cm lg.) curvatis et lemmatis dorso leviter scabriusculis vel subglabris differt.

Area geographica. Species endemica montium Altaicorum Australium.

Probabiliter species hybridogena est: *E. caninus* (L.)L. ×*E. mutabilis* (Drob.) Tzvel.

Рыхлодерновинное сизовато-зеленое многолетнее растение. Стебли 150—190 см выс., голые, под колосьями слегка шероховатые. Листья плоские, серовато-зеленые, до 12 мм шир., сверху и снизу шероховатые. Колосья длинные, изогнутые, 12—24 см дл., 0.4—0.6 см шир., относительно густые. Ось колоса голая или слабо шероховатая, по ребрам с толстыми короткими шипиками. Колосковые чешуи линейно-ланцетные, почти равные, 8—10 см дл., шероховатые, с 3 жилками, на верхушке постепенно заостренные в короткое остевидное окончание до 2 мм дл., с внутренней стороны рассеянно волосистые. Ось колоска коротковолосистая. Нижние цветковые чешуи 8—10 мм дл., на спинке очень слабо шероховатые или почти гладкие, по бокам шероховатые, заостренные, с короткой (2—4 мм дл.) остью. Верхние цветковые чешуи немного короче нижних цветковых чешуй, по килям с короткими толстыми шипиками, между килями рассеянно коротковолосистые. Каллус коротковолосистый. Пыльники 1.7—2 мм дл.

Тип: Южный Алтай, хр. Азутау, гора Мраморная, восточный склон, 1100 м над ур. м., среди кустарника (*Daphne altaica* Pall., *Astragalus veresczaginii* Kryl. et Sumn., *A. majevskianus* Kryl. и др.), 20 VIII 1988, Ю. Котухов (LE).

Родство. Отличается от *E. mutabilis* (Drob.) Tzvel. более длинными (12—24, а не 10—20 см дл.) изогнутыми колосьями и очень слабо шероховатыми или почти голыми на спинке нижними цветковыми чешуями.

Географическое распространение. Эндемик Южного Алтая.

Вероятно, происходит от скрещивания *E. caninus* (L.) L. и *E. mutabilis* (Drob.) Tzvel.

Elymus sibinicus **Kotuch. sp. nov.** — Planta perennis dense caespitosa. Culmi 70—120 cm alti, basi geniculati, glabri, laeves vel in nodis breviter pubescentes. Folia plana, ad 15 mm lt., supra scabra et sparse pilosa, subtus scabriuscula. Spicae 13—18 cm lg., 0.5—0.7 cm lt., griseolo-violaceae, erectae, densae vel in parte inferiore spiculis distantibus. Rachis sparse scabra, secus costas breviter aculeolata. Glumae oblongo-lanceolatae, scabrae, 9—11 mm lg., 5—7-nerves, subaequales, margine hyalinae, apice sensim angustate, mucrone aristiformi ad 5 m lg., intus sparse pilosae. Rachilla sat dense et longe pilosa. Lemmata 9—10 mm lg., sparse scabra, dorso subglabra, apice arista curvata 10—16 mm lg. praedita. Paleae lemmatis aequales, secus carinas breviter aculeolatae, inter carinas (imprimis in parte superiore) sparse et breviter aculeolatae. Callus pilosus. Antherae 1.5—1.8 mm lg.

Typus: Planities elata Kalbinica, jugum Kalba Orientalis, depressio Sibinica, prata fruticosa substepposa, 14 VIII 1988, Ju. Kotuchov (LE).

Affinitas. Speciei *Elymus caninus* (L.) L. affinis, sed spicis erectis (nec paulo nutantibus), antheris brevioribus (1.5—1.8, nec 2.5—2.8 mm lg.) et lemmatis dorso sparse aculeolatis (nec glabris) differt.

Area geographica. Montes Kalbae Orientalis.

Плотнодерновинное многолетнее растение. Стебли 70—120 см выс., при основании коленчатые, голые, гладкие или в узлах короткоопушенные. Листья плоские, до 15 мм шир., сверху шероховатые и рассеянно волосистые, снизу слабо шероховатые. Колосья 13—18 см дл., 0.5—0.7 см шир., серовато-фиолетовые прямостоячие, густые или в нижней части с расставленными колосками. Ось колоса рассеянно шероховатая, по ребрам с короткими шипиками. Колосковые чешуи продолговато-ланцетные, шероховатые, 9—11 мм дл., с 5—7 жилками, почти равные, по краю пленчатые, на верхушке постепенно суженные и с остевидным заострением до 5 мм дл., с внутренней стороны рассеянно волосистые. Ось колоска относительно густо и длинноволосистая. Нижние цветковые чешуи 9—10 мм дл., рассеянно шероховатые, на спинке почти гладкие, на верхушке с отогнутой остью 10—16 мм дл. Верхние цветковые чешуи равные нижним цветковым чешуям, по килям с короткими шипиками, между килями (особенно в верхней части) с рассеянными шипиками. Каллус волосистый. Пыльники 1.5—1.8 мм дл.

Тип: Калбинское нагорье, хр. Восточная Калба, Сибинская впадина, остепненные кустарниковые луга, 14 VIII 1988, Ю. Котухов (LE).

Родство. Близок к *E. caninus* (L.)L., но хорошо отличается от него прямостоячими колосьями (а не немного поникающими), более короткими пыльниками (1.5—1.8, а не 2.5—2.8 мм дл.) и рассеянно-шероховатыми на спинке нижними цветковыми чешуями (а не голыми).

Географическое распространение. Горы Восточной Калбы.

Автор выражает благодарность Н. Н. Цвелеву за консультации и уточнение определений.

Алтайский ботанический сад АН Казахстана
Лениногорск

Получено 13 XII 1991

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.3)
© 1992

В. Г. Папченков, Л. И. Лисицына

О ФЛОРИСТИЧЕСКИХ НАХОДКАХ В ВЕРХНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

V. G. PAPCHENKOV, L. I. LISITSYNA. ON FLORISTIC FINDINGS IN THE TERRITORIES SURROUNDING THE UPPER VOLGA RIVER COURSE

Сообщается о местонахождении 31 вида сосудистых растений, 20 из которых являются новыми для Верхнего Поволжья в целом или для отдельных его областей, 11 видов — редкими для региона.

Флористические исследования, проведенные в последние годы в Тверской, Вологодской, Ярославской и Костромской областях, позволили выявить ряд новых таксонов сосудистых растений и дополнить сведения о распространении некоторых редких на данных территориях видов. Приводимые далее материалы расположены в алфавитном порядке. При цитировании этикеточных данных коллектор указан лишь в том случае, когда упоминаемая находка сделана не авторами данной статьи.

Achillea collina J. Becker ex Reichenb. Тверская обл., Весьегонский р-н, берег р. Себла у д. Приворот, 9 VII 1991. Средне- и восточноевропейский вид, распространенный в полесских и лесостепных районах Украины (Тысячелистники, 1984), достаточно обычный также в Среднем Поволжье (Папченков, 1990). Для Верхней Волги приводится впервые.

Alchemilla lindbergiana Juz. Ярославская обл., Брейтовский р-н, д. Гришино, луг по берегу р. Себла, 5 VII 1991. Редкий вид для области, известный лишь из окр. г. Ярославля (Определитель..., 1986).

Alnus × *pubescens* Tausch (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. × *A. incana* (L.) Moench). Ярославская обл., берег Горьковского водохранилища (далее вдхр.), в устье р. Колокша, 16 VII 1991. Очень редкий гибрид, достоверно известный по единичным находкам в Московской обл. (Сырейщиков, 1907), Белоруссии и Латвии (Гельтман, Чубанов, 1980), является новым для флоры Верхнего Поволжья.

Bidens frondosa L. Ярославская обл., Горьковское вдхр., мелководье в районе о-ва Сеземский, 17 VII 1991. Костромская обл., Костромское расширение Горьковского вдхр., залив у с. Саметь, 19 VII 1991. Ближайшее местонахождение этого североамериканского, быстро распространяющегося у нас адвентивного растения находится в Московской обл. (Скворцов, 1982).

B. radiata Thuill. Ярославская обл., Брейтовский р-н, Рыбинское вдхр., залив по р. Редьма, 11 VII 1991. Тверская обл., Весьегонский р-н, обсохшая отмель по берегу Рыбинского вдхр., у устья р. Себла, 26 VIII 1991. Вологодская обл., Рыбинское вдхр., песчаная отмель у пристани Борок Дарвинский, 26 VIII 1991. Ярославская обл., Горьковское вдхр., мелководье у о-ва Сеземский, 17 VII 1991. Вид, считающийся редким в регионе, в последние годы стал достаточно обычным на обсыхающих отмелях Рыбинского вдхр. Для Вологодской обл. приводится впервые.

Carex × *bogstadensis* Kük. (*C. rhynchophysa* C. A. Mey. × *C. vesicaria* L.). Вологодская обл., Шекснинское вдхр., о-в Розбуй, 3 X 1974. Редкая гибридогенная форма, для флоры области приводится впервые.

C. × *friesii* Blytt. (*C. rhynchophysa* C. A. Mey. × *C. rostrata* Stokes). Тверская обл., Угличское вдхр., левый берег, ниже ж.-д. моста, 5 VII 1988. Вологодская обл., Рыбинское вдхр., Шекснинский плес, мелководья в устье р. Мал. Южок, 27 VI 1987. Костромская обл., Горьковское вдхр., мелководье по р. Немда, 14 VII 1965., В. Экзерцев. Ярославская обл., Горьковское вдхр., Костромское расширение, разлив по р. Соть, мелководья по правому берегу, 25 VII 1991; там же, мелководья в районе д. Борошево, 18 VII 1991. По нашим наблюдениям, данная гибридогенная осока на верхневолжских водохранилищах встречается довольно часто, но в региональной флористической литературе она не упоминалась.

C. × *pannewitziana* Figert. (*C. rostrata* Stokes × *C. vesicaria* L.). Данный гибрид обычных в регионе видов осок встречается здесь гораздо реже предыдущего. Нами он встречен лишь дважды: в Тверской обл., Вышневолоцком р-не, на оз. Ящино (24 VII 1977), и в Костромской обл., в заливе Костромского расширения Горьковского вдхр. (20 VII 1991). В региональной литературе также не приводился.

C. rhynchophysa C. A. Mey. Ярославская обл., Брейтовский р-н, долина притока р. Ветки, 3 VII 1991. Эта находка является единственной за последние годы настойчивых поисков вида на Верхней Волге. Складывается впечатление, что эта осока, и прежде встречаемая здесь не очень часто (Невский, 1952; Определитель..., 1986), сейчас активно замещается ее гибридом с *C. rostrata*, т. е. *C.* × *friesii*.

C. riparia Curt. Редкий на Верхней Волге вид (Невский, 1952; Маевский, 1964; Определитель..., 1986), встречен нами на мелководьях Костромского расширения Горьковского вдхр. в пределах Костромской (разлив р. Костромы выше пос. Прибрежный, 7 VIII 1990; залив у с. Спас, 9 VII 1990; мелководье у с. Саметь, 19 VII 1991) и Ярославской областей (разлив по р. Соть, 25 VII 1991).

Dryopteris expansa (C. Presl) Fraser-Jenkins et Corley (*D. assimilis* S. Walker). Ярославская обл., Брейтовский р-н, лес по р. Шипинка, 6 VII 1991. Редкий вид для области, известный здесь лишь по указанию Е. Г. Боброва (1974б).

Eleocharis mamillata Lindb. fil. Ярославская обл., Костромское расширение Горьковского вдхр., разлив по р. Соть, 25 VII 1991. Редкий вид для области и Верхнего Поволжья в целом (Егорова, 1976; Определитель..., 1986; Лисицына, 1990).

Epilobium rubescens Rydb. Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, экспериментальная база «Сунога», берег пруда, 4 VII 1991. Новый вид для флоры области. Ближайшее известное его местонахождение во Владимирской обл. (Определитель..., 1987).

Equisetum × *litorale* Kühl. ex Rupr. Ярославская обл., Брейтовский р-н, д. Сарабуха, р. Чертолье, илистая отмель, 10 VII 1991. Для флоры области и Верхнего Поволжья в целом приводится впервые. Ближайшее его местонахождение в Ленинградской обл. (Бобров, 1974а).

Filipendula subdenudata Fritsch (*F. ulmaria* (L.) Maxim. f. *subdenudata* Glaab). Ярославская обл., Брейтовский р-н, д. Живетьево, сероольшаник по берегу р. Удинка, 11 VII 1991. В гербарии Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН) хранятся также сборы таволги полуобнаженной из Усть-Кубенского р-на Вологодской обл. (оз. Кубенское, о-в Баран, 29 VII 1983, А. Кузьмичев, А. Краснова). Забытый вид, занимающий по характеру опушения листьев промежуточное положение между *F. ulmaria* (L.) Maxim. и *F. denudata* (J. et C. Presl) Fritsch, гибридом между которыми он, по-видимому, является (Юзепчук, 1941). Для флоры данных областей прежде не приводился.

Glyceria × *pedicellata* Towns. (*G. fluitans* (L.) R. Br. ×*G. plicata* (Fries) Fries). Ярославская обл., Брейтовский р-н, д. Сарабуха, р. Чертолье, 10 VII 1991. Этот гибрид, считающийся довольно обыкновенным (Цвелев, 1974), на территории области обнаружен впервые.

Gymnocarpum robertianum (Hoffm.) Neum. Ярославская обл., Брейтовский р-н, в 3 км от с. Горинское, лес по р. Чертолье, 10 VII 1991. Редкий вид для Верхнего Поволжья (Бобров, 1974б), для флоры области приводится впервые.

Hieracium gothicum Fries. Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, парк у музея им. И. Д. Папанина, 5 VII 1990. На Верхней Волге это первая находка вида. Ранее в стране он был известен только из бассейна р. Печеры (Шляков, 1989).

Impatiens glandulifera Royle. Вологодская обл., г. Череповец, у стены дома, 29 VII 1989. Ярославская обл., Брейтовский р-н, д. Рогозино, пойма ручья (среди зарослей *Scirpus sylvaticus* L.), 11 VII 1991. Некоузский р-н, пос. Борок, по мусорным местам у огородов, 1990—1991 гг. (визуально). Беглец из культуры, интенсивно расселяющийся в настоящее время по рудеральным местообитаниям. В Вологодской и Ярославской областях отмечается впервые.

Juncus tenuis Willd. Ярославская обл., Некоузский р-н, берег р. Сутки у д. Поздеевка, 18 VII 1990. Новый вид для флоры области. В последние годы становится обычным в лесной зоне европейской части страны (Новиков, 1976).

Lemna gibba L. Костромская обл., Костромское расширение Горьковского вдхр., мелководье у р. Саметь, 12 VIII 1990. Это первая находка вида в области. Ближайшие его местонахождения в Ярославской (Лисицына, 1990), Владимирской (Шилов, Богачев, 1988) и Московской (Щербаков, 1987, 1990) областях и в Марийской ССР (Папченков, 1990).

Mycelis muralis (L.) Dumort. Ярославская обл., Некоузский р-н, лесная вырубка близ с. Нескучное, 30 VIII 1991. Редкий вид для флоры области (Определитель..., 1986).

Nuphar × *intermedia* Ledeb. Ярославская обл., Брейтовский р-н, р. Себла ниже впадения р. Ветки, 4 VII 1991; там же, р. Себла у д. Гришино, 5 VII 1991. Костромская обл., Костромское расширение Горьковского вдхр., мелководья у с. Саметь, 19 VII 1991. Редкий гибридогенный вид (*N. lutea* (L.) Smith × × *N. pumila* (Timm) DC.), для флоры этих областей приводится впервые.

N. pumila (Timm) DC. Ярославская обл., Брейтовский р-н, р. Себла ниже устья р. Ветки, 4 VII 1991. Костромское расширение Горьковского вдхр., разлив по р. Касть, 21 VII 1991 (Ярославская обл.); мелководья у с. Спас и пос. Прибрежный, 6—8 VIII 1990; залив у с. Саметь и мелководья у д. Палачево, 19—20 VII 1991 (Костромская обл.). Редкий вид для Верхнего Поволжья (Невский, 1947; Маевский, 1964; Определитель..., 1986; Лисицына, 1990), численность которого в последнее время увеличивается. Ранее на Горьковском вдхр. он был известен лишь по одной находке у р. Спас (Экзерцев, Лисицына, 1974), сейчас же в Костромском расширении Горьковского вдхр. его популяции встречаются довольно часто. Недавно приведен для восточных районов области (Прилепский и др., 1990).

Plantago intermedia DC. Ярославская обл., Рыбинское вдхр., Волжский плес, обсохшее мелководье ниже впадения р. Юхоть, 8 VIII 1988; там же, Югский залив Рыбинского вдхр., 24 VIII 1988; там же, залив по р. Согожа, выше г. Пошехонье-Володарска, обсохшее мелководье, 27 VIII 1988. Вологодская обл., Рыбинское вдхр., песчаная отмель у пристани Борок Дарвинский, 26 VIII 1991. Для флоры указанных областей ранее не приводился. Обычный вид в южных и восточных районах страны (Цвелев, 1981).

Poa sibirica Roshev. Ярославская обл., пос. Норское, галечно-песчаный пляж по берегу Горьковского вдхр. Новый, очевидно, заносный вид для флоры области. В европейской части страны встречается в северных районах и на Урале (Цвелев, 1974), недавно был обнаружен в Среднем Поволжье (Абрамов, Папченков, 1990).

Ptarmica vulgaris DC. Костромская обл., Горьковское вдхр., остров при входе в Костромское расширение, 18 VII 1991. Нами же это растение собрано в

Ленинградской обл. (пристань Пидьма на р. Свирь, луг, 22 VII 1989). Западноевропейский вид, в Верхнем Поволжье был известен только для Тверской обл. (Маевский, 1964).

Ranunculus gmelinii DC. Тверская обл., Весьегонский р-н, д. Дюдиково, подтопленная пойма р. Себла, 9 VII 1991. Очень редкий вид для области (Невский, 1947).

Rhinanthus × *fallax* (Wimm. et Grab.) Chabert. Ярославская обл., Брейтовский р-н, д. Гришино, луг по берегу р. Себла, 5 VII 1991. Гибрид между обычными для области *R. minor* L. и *R. vernalis* (N. Zing.) Schischk. et Serg. Считается нередким видом (Маевский, 1964; Иванина, 1981), однако непосредственно для флоры области не приводился.

Scutellaria hastifolia L. Костромская обл., берег Костромского расширения Горьковского вдхр. у с. Спас, 22 VII 1991; там же, берег вдхр., у д. Шемякино, 20 VII 1991. Редкий вид для Верхнего Поволжья.

Stellaria hebecalyx Fenzl. Ярославская обл., Брейтовский р-н, берег Рыбинского вдхр., у устья р. Редьма, сырая опушка соснового леса, 11 VII 1991. Собранный нами экземпляр редкого для области вида (Определитель..., 1986) является, очевидно, гибридом с *S. graminea* L., так как отчетливое опушение имеется лишь в верхней части чашелистиков.

Таким образом, из 31 приведенного выше вида и гибрида растений 11 являются новыми в целом для Верхнего Поволжья, 14 — новинками для флоры Ярославской обл., 7 — для флоры Костромской обл., 5 — Вологодской и 3 — Тверской обл. Для 11 редких в регионе видов даны новые местонахождения. Гербарные образцы всех упомянутых находок хранятся в гербарии ИБВВ РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Н. В., Папченков В. Г. Новые и редкие виды растений для флоры Среднего Поволжья и Марийской АССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 270—271. — *Бобров А. Е.* Сем. *Equisetaceae* L. C. Richard ex DC. — Хвощевые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1974а. Т. 1. С. 62—67. — *Бобров А. Е.* Сем. *Aspidiaceae* Mett. ex Frank — Щитовниковые, Аспидиевые // Там же. Л.: Наука, 1974б. Т. 1. С. 80—84. — *Гельтман В. С., Чубанов К. Д.* Изменчивость формы листьев искусственных гибридов ольхи серой и ольхи черной // Ботаника (исследования). Минск: Наука и техника, 1980. Вып. 22. С. 137—147. — *Егорова Т. В.* Сем. *Cyperaceae* Juss. — Осоковые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 2. С. 83—219. — *Иванина Л. И.* Род Погремок — *Rhinanthus* L. // Там же. Л.: Наука, 1981. Т. 5. С. 300—309. — *Лисицына Л. И.* Флора волжских водохранилищ // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 3—49. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР (9-е изд., испр. и доп.). Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Невский М. Л.* Флора Калининской области. Определитель покрытосеменных (цветковых) растений дикой флоры. Ч. 1. Калинин, 1947. 308 с.; Ч. 2. Калинин, 1952. 1034 с. — *Новиков В. С.* Сем. *Juncaceae* Juss. — Ситниковые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 2. С. 59—83. — *Определитель* высших растений Ярославской области. Ярославль: Верхне-Волжск. кн. изд-во, 1986. 182 с. — *Определитель* растений Мещеры. Ч. 2 / Под ред. В. Н. Тихомирова. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1987. 224 с. — *Папченков В. Г.* О флористических находках в Марийской АССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1773—1778. — *Прилепский Н. Г., Жмылев П. Ю., Карпухина Е. А.* К флоре Костромской области: интересные находки сосудистых растений в ее восточной части // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 1. С. 139—143. — *Скворцов А. К.* Новые данные об адвентивной флоре Московской области. 3 // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1982. Вып. 124. С. 43—49. — *Сырейщиков Д. П.* Иллюстрированная флора Московской губернии. Ч. 2. М., 1907. 435 с. — *Тысячелистники* / Под ред. К. М. Сытника, А. Ф. Андрощука, М. В. Клокова и др. Киев: Наукова думка, 1984. 272 с. — *Цвелев Н. Н.* Сем. *Poaceae* Barnh. (*Gramineae* Juss. nom. altern.) — Злаки // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. С. 117—368. — *Цвелев Н. Н.* Сем. *Plantaginaceae* Juss. — Подорожниковые // Там же. Л.: Наука, 1981. Т. 5. С. 342—356. — *Шилов М. П., Богачев В. В.* О *Lemna gibba* L. во Владимирской области // II Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям. Тез. докл. Борок. 1988. С. 59—61. — *Шляков Р. Н.*

Род Ястребинка — *Hieracium* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1989. Т. 8. С. 140—377. — *Щербаков А. В.* *Lemna gibba* L. в Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 3. С. 90—92. — *Щербаков А. В.* Конспект флоры водоемов Московской области // Флористические исследования в Московской обл. М., 1990. С. 106—121. — *Экзерцев В. А., Лисицына Л. И.* Конспект флоры Горьковского водохранилища // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Тр. ИБВВ АН СССР. М., 1974. № 28(31). С. 100—116. — *Юзепчук С. В.* Подсем. *Rosoideae* Focke // Флора СССР М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Т. 10. С. 1—508.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН
пос. Борок Ярославской обл.

Получено 24 XII 1991

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316 : 662
© 1992

М. Н. Ломоносова, А. А. Красников

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *ATRIPLEX* (*CHENOPODIACEAE*)

M. N. LOMONOSOVA, A. A. KRASNIKOV. CHROMOSOME NUMBERS IN THE MEMBERS OF THE GENUS *ATRIPLEX* (*CHENOPODIACEAE*)

Atriplex crassifolia C. A. Mey., **2n = 18.** Новосибирская обл.: Карасукский р-н, с. Троицкое, 1986 г., Ломоносова; там же, окр. пос. Карасук, 1986 г., Ломоносова.

* *A. fera* (L.) Bunge,[1] **2n = 18.** Новосибирская обл., Чановский р-н, оз. Карачинское, 1987 г., Ломоносова, Миронова; Красноярский край, Ширинский р-н, совхоз Целинный, 1989 г., Ломоносова, Жданова; Тувинская АССР: г. Кызыл, 1989 г., Ломоносова; оз. Чедер, 1989 г., Ломоносова, Жданова.

* *A. laevis* C. A. Mey., **2n = 36.** Г. Новосибирск, 1990 г., Ломоносова, Красников.

A. littoralis L., **2n = 18.** Новосибирская обл., Здвинский р-н, с. Малышево, 1986 г., Ломоносова, Жданова.

A. micrantha C. A. Mey., **2n = 36.** Новосибирская обл., Здвинский р-н, с. Чулым, 1986 г., Ломоносова, Миронова.

* *A. patens* (Litv.) Iljin, **2n = 36.** Новосибирская обл.: Убинский р-н, с. Черный Мыс, 1985, Миронова; Тогучинский р-н, с. Степно-Гутово, 1987 г., Ломоносова, Красников; Кемеровская обл.: Промышленновский р-н, д. Усть-Каменская, 1987 г., Ломоносова, Красников; там же, д. Ваганова, 1987 г., Ломоносова, Красников; там же, пос. Промышленный, 1987 г., Ломоносова, Красников.

A. patula L., **2n = 36.** Алтайский край, Смоленский р-н, г. Белокуриха, 1988 г., Ломоносова.

* *A. procumbens* Less., **2n = 18.** Алтай, с. Кош-Агач, 1990 г., Ломоносова.

A. prostrata Boucher ex DC., **2n = 18.** Новосибирская обл.: Барабинский р-н, с. Красный Яр, 1986 г., Ломоносова, Миронова; Карасукский р-н, с. Троицкое, 1986 г., Ломоносова, Миронова; Чановский р-н, оз. Карачинское, 1987 г., Ломоносова, Миронова. **2n = 36.** Новосибирская обл., пос. Коченево, 1987 г., Ломоносова, Красников.

A. sagittata Borkh., **2n = 18.** Новосибирская обл.: Здвинский р-н, пос. Горностали, 1986 г., Ломоносова, Миронова; Коченевский р-н, пос. Чик, 1987 г., Ломоносова, Красников.

A. sibirica L., **2n = 18.** Тувинская АССР: Кызылский р-н, оз. Чедер, 1989 г., Ломоносова, Жданова; Эрзинский р-н, долина р. Тес-Хем, 1989 г., Ломоносова, Жданова.

A. tatarica L., **2n = 18.** Новосибирская обл., Краснозерский р-н, д. Нов. Черемошное, 1986 г., Ломоносова, Миронова. **2n = 36.** Новосибирская обл.: Коченевский р-н, пос. Чик, 1987 г., Ломоносова, Красников; Здвинский р-н, с. Чулым, 1986 г., Ломоносова, Миронова.

---

[1] Звездочкой у названия вида отмечены числа хромосом, определенные впервые.

Образцы растений хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, Новосибирск (NS).

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 28 X 1991

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) : 581.5
© 1992

ЛЮДМИЛА НИКОЛАЕВНА ТЮЛИНА
(29 X 1897—25 XII 1991)

K. A. VOLOTOVSKY, A. I. UTKIN, B. A. YURTSEV. LYUDMILA NIKOLAEVNA TYULINA
(29 X 1897—25 XII 1991)

25 декабря 1991 г. на 95-м году жизни скончалась Людмила Николаевна Тюлина — известный геоботаник и ботанико-географ, выдающийся исследователь растительного покрова Сибири, Урала и севера Дальнего Востока, почетный член Ботанического общества нашей страны.

Еще совсем недавно ботаники России отмечали 90-летний юбилей Л. Н.[1] В минувшем году в Новосибирском отделении издательства «Наука» увидела свет последняя монография Л. Н. Тюлиной «Очерки растительности Северного Прибайкалья».

Л. Н. прожила большую жизнь не только в смысле ее редкого человеческого и научного долголетия (более 70 лет активной научной деятельности), но и по насыщенности значительными событиями. Главные из них были связаны с научным творчеством и путешествиями. Основные маршруты проходили по Уралу, Таймыру, Якутии, Прибайкалью и Забайкалью, Алтаю, Анадырскому краю, Камчатке.

Уроженка Санкт-Петербурга, Л. Н. значительную часть жизни провела в Сибири. Она принадлежала к плеяде русских путешественников-первооткрывателей, ею пройдены многие тысячи километров трудных пеших, конных и лодочных маршрутов по девственной тайге и тундре; она провела две зимовки в Арктике.

Геоботаник классического стиля, Л. Н. сумела с большой достоверностью и скрупулезностью запечатлеть практически первобытное состояние растительного покрова многих территорий Северной Азии. Это делает ее опубликованные и рукописные труды ценнейшим источником и как бы отправным пунктом для оценки позднейшей антропогенной трансформации растительного населения и экосистем этих природных районов, а также для учета последствий глобальных изменений климата. В частности, сопоставление ее замечательных, сделанных в 30-е годы на негативные пластинки снимков района верхней границы леса на горе Иремель (Южный Урал) с фотографиями 80-х годов (тех же объектов и с тех же точек съемки) позволило документировать значительное наступление лесов на Южном Урале за последние десятилетия. Не меньшее значение имеют и ее многочисленные гербарные сборы из районов исследований.

Обладавшая широким ботанико-географическим кругозором, Л. Н. явилась автором многих крупных обобщений по высотной поясности растительности, динамике верхней и северной границ редколесий, типологии лесной растительности и ее связи с рельефом и литологией, взаимоотношениям основных лесообразующих пород. Ей было органично свойственно стремление к исторической (палеогеографической) интерпретации выявленных ботанико-географических соотношений. Она — составитель карт растительности многих изученных ею территорий.

---

[1] *Уткин А. И., Юрцев Б. А.* Старейший геоботаник Советского Союза // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 6. С. 913—919.

Исследователь монографического стиля, Л. Н. опубликовала 7 монографий, что составляет значительную часть (около $^1/_5$) от общего числа опубликованных ею научных работ (37). Этими работами и сейчас широко пользуются исследователи растительного покрова Северной Азии и будут пользоваться всегда.

Л. Н. Тюлина была необычайно светлым человеком. Такое ощущение возникало при общении с нею у многих, и происходило это от ее доброты и исключительной доброжелательности, в том числе к молодежи, от ее интеллигентности, жизнерадостности, активного интереса к жизни людей и природы, а также от ее искренности. Общение с природой всегда служило Л. Н. основным импульсом к жизни и творчеству. Этим, вероятно, и объясняются секрет ее душевной молодости и долголетия, ее научное подвижничество.

Л. Н. Тюлина всегда пользовалась любовью и искренним уважением окружавших ее людей, в первую очередь товарищей по работе, среди которых было особенно много сибиряков.

Память о Людмиле Николаевне Тюлиной сохранится навсегда. Новые поколения исследователей флоры и растительности Северной Азии будут обращаться к ее классическим описаниям растительности и гербарным сборам, к ее непревзойденным научным фотографиям и оригинальным интерпретациям накопленных фактов. С особенной благодарностью будут вспоминать ее те исследователи, которым посчастливится пройти по проложенным ею полевым маршрутам в некогда глухих уголках Сибири и Дальнего Востока.

К. А. Волотовский, А. И. Уткин, Б. А. Юрцев

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 I 1992

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582
© 1992

Flora Iranica. Flora des Iranischen Hochlandes und der Umrahmenden Gebirge Persien, Afghanistan, Teile von West-Pakistan, Nord-Iraq, Azerbaidjan, Turkmenistan. *Dipsacaceae* Auctoribus K. H. Rechinger (Wien), H. W. Lack (Berlin-Dahlem) / Chef-redacteur K. H. Rechinger. — Graz—Austria: Akademische Druck.-u. Verlagsanstalt, 1991. Lfg. 168. (Флора Ирана / Гл. ред. К. Х. Рехингер, 1991. Вып. 168)

I. T. VASILCHENKO. (*A REVIEW*). THE FLORA OF IRAN. N 168. 1991

Названное семейство во флоре Ирана занимает относительно небольшое место, оно представлено всего 5 родами. Тем не менее авторы (K. H. Rechinger и H. W. Lack) привели для названного семейства перечень рекомендованной литературы, занявший почти целую страницу. В нем особенно широко представлена наша литература, посвященная семейству *Dipsacaceae*, при этом не только, конечно, «Флора СССР», но и многие региональные и республиканские «Флоры», определители и статьи.

Обзор семейства начинается с ключа для определения родов, составленного Rechinger и Lack. Далее следует характеристика рода *Dipsacus* (автор Lack). Этот род представлен во флоре Ирана 5 видами, широко распространенными как на территории «Флоры», так и за ее пределами. Далее следует род *Cephalaria* (автор тоже Lack). В этом роде автор учел 7 видов, в их числе 3 эндемичных (*C. dichaetophora* Boiss., *C. juncea* Boiss. и *C. microcephala* Boiss.). Следующим приводится оригинальный род *Pterocephalus* (обработал Rechinger), представленный 15 видами, в их числе выявлено 6 эндемиков: *P. wendelboi* Rech. fil., *P. lignosus* Freyn et Borm., *P. gedrosiacus* Rech. fil., *P. laxus* Ferguson, *P. fruticulosus* Korov., *P. persicus* Boiss.

Один вид, описанный Понертом из Батумского ботанического сада под названием *P. glandulosissimus*, K. H. Rechinger отнес к числу «species dubia».

И. Т. Васильченко

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 XII 1991

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5 © Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 6

И. Б. Арчегова, Н. С. Котелина, Л. К. Грунина и др. Экологические основы управления продуктивностью агрофитоценозов Восточно-Европейской тундры. Л.: Наука, 1991. 152 с. Т. 600 экз. Ц. 2 р. 10 к.

B. M. MIRKIN. (*A REVIEW*). THE ECOLOGICAL PRINCIPLES OF PRODUCTIVITY MANAGEMENT IN AGROPHYTOCOENOSES OF THE EAST EUROPEAN TUNDRA. 1991

Рецензируемая монография посвящена углубленному экологическому анализу возможностей кормопроизводства в тундре. Авторы подчеркивают, что в современном сельском хозяйстве северных территорий нужно ориентироваться на «...его интенсификацию, связанную с целенаправленным использованием биологического потенциала региона: подбор высокопродуктивных злаков, обогащение травостоев бобовыми, адаптированными к условиям тундры, разработку агротехнических приемов их культивирования и активизации бобово-ризобиального симбиоза с целью вовлечения биологических источников азота в формирование плодородия культурной почвы» (с. 3). Разные главы монографии написаны разными авторами [«Материалы по злаковым (крупнозлаковым) сеяным лугам обобщены Н. С. Котелиной, Л. П. Турубановой, Е. С. Братенковой, по азотному обмену растений — Л. К. Груниной, результаты впервые в тундре проведенных исследований по азотфиксации (ассоциативной и симбиотической) рассмотрены Г. Г. Романовым, почвенные материалы обобщены И. Б. Арчеговой»] (с. 4).

Глава 1 «Природные условия района исследований». Район исследований расположен в юго-восточной части Большеземельской тундры с суровым климатом. Среднегодовая температура воздуха —6.3 °С при среднем безморозном периоде всего 52 дня и продолжительности периода с температурой выше 0 °С 125 дней. Количество осадков для этих холодных условий высокое — 550 мм при 283 мм в июне—сентябре.

Плакорная растительность — кустарниковая тундра. «Растительный покров состоит из кустарникового, травяно-кустарникового и лишайниково-мохового ярусов. В кустарниковом ярусе наряду с доминирующей карликовой березкой (*Betula nana*) встречаются ивы: *Salix glauca, S. phylicifolia, S. lanata* и др. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают багульник (*Ledum decumbens*), голубика (*Vaccinium uliginosum*), вороника (*Empetrum hermaphroditum*) и др. В травяном покрове встречаются вейник незамечаемый (*Calamagrostis neglecta*), овсяница овечья (*Festuca ovina*), мытник очанковидный (*Pedicularis labradorica*), горец большой (*Polygonum bistorta*) и др. Моховый покров развит хорошо» (с. 8). Кроме того, встречаются злаковые пойменные луга (*Alopecurus pratensis, Calamagrostis langsdorffii* и др.), материковые луга по прогреваемым склонам, близкие к пойменным приозерные луга, а также нивальные луга понижений с поздним таянием снега (с участием *Pachipleurum alpinum, Sibbaldia procumbens, Pedicularis, Poa alpina, Hierochloë alpina*). Авторы подробно характеризуют тундровые почвы.

Глава 2 «Экологические аспекты долголетия злаковых агрофитоценозов». Авторы обобщают итоги изучения длительно существующего (с 1958 г.) сеяного луга из местных экотипов *Alopecurus pratensis* и *Poa pratensis*, инициаторами создания которого были И. С. Хантимер и Н. С. Котелина. Наиболее интересной в главе является таблица 3 «Видовой состав и обилие растений в разные годы развития мятликово-лисохвостного агрофитоценоза», в которой приведены данные о ботаническом составе луга на 3-м, 9-м, 17-м, 24-м и 32-м годах жизни. Количество видов сосудистых в его составе при этом менялось по ряду 9—16—17—36—37, т. е. налицо формирование достаточно равновесного к режиму удобрения и использования сообщества. Однократное определение (на 24-м году жизни) видового состава мохообразных показало, что он достаточно богат: выявлено 11 видов мхов. Аналогичная равновесность отмечается авторами и для других сеяных лугов с той же травосмесью, причем, несмотря на достаточно большое число внедрившихся видов, их долевое участие крайне незначительно и не превышает 0.5%. Доминирование высеянных злаков при регулярном внесении минеральных удобрений (не свыше 90 кг/га действующего вещества азота) устойчиво сохраняется.

В этой же главе рассматриваются в сравнительном плане сезонная динамика естественных и сеяных лугов и результаты введения в культуру канареечника (*Phalaroides arundinacea*), семена которого были собраны в естественных популяциях в поймах рек Вычегды и Печоры. В этом случае также при абсолютном доминировании (с 3-го года жизни) канареечника в составе агроценоза было 20—25 видов внедрившихся растений. Канареечник в период начала колошения содержит до 18% сырого протеина.

Интересны разделы об азотном питании растений — азотном обмене злаков и ассоциативной азотфиксации. Злаки активно усваивают вносимые удобрения, накапливая азот в первую очередь в листьях и генеративных органах. Определение активности нитроредуктазы (НР) показало, что «...у изученных злаков уровень активности НР и содержание NO_3 в листьях значительно выше, чем в корнях, и выше, чем в листьях бобовых, особенно у лисохвоста. Без сомнения, это обусловлено интенсивным поглощением злаками нитратов. Наибольшая активность НР у злаков проявилась в фазу колошения, т. е. в период наиболее интенсивного роста растений, прироста сухого вещества и синтеза белка. В этот период в листьях лисохвоста по сравнению с мятликом активность НР была в 4 раза выше, концентрация органического азота — в 1.5 раза выше, а минерального азота во столько же раз ниже» (с. 59—60).

Авторы возражают против возможности симбиотической азотфиксации злаков за счет «клубеньков» на их корнях. Выполнив электронно-микроскопический анализ, они пришли к однозначному выводу: «По нашим и литературным данным можно заключить, что процесс азотфиксации проходит не внутри утолщений, а на поверхности их за счет ассоциативных диазотрофов» (с. 68). Тем не менее они допускают возможность видоспецифичности «...влияния корневых выделений исследованных злаков на активность ассоциативных диазотрофов, что и отражалось на различном уровне нитрогеназной активности последних» (с. 68). Нитрогеназная активность лисохвоста на сеяном лугу достигала 5.6 мг $N/м^2$ в сутки, что было в 26 раз выше, чем у мятлика лугового. Внесение высоких доз (90—120 кг/га) азотных удобрений резко снижало ассоциативную азотфиксацию.

В заключении этой главы достаточно подробно анализируются изменения в почве, которые происходят в результате ее окультуривания при длительном существовании травосмеси и регулярном внесении минеральных удобрений. Хорошо обоснован табличным материалом основной вывод о том, что «...почва сеяного луга представляет собой специфическое образование, не имеющее аналогов в целинной тундре. Новые свойства, приобретаемые освоенным слоем и воспроизводимые в нем устойчиво, имеют биологический генезис, т. е. связаны с функционированием определенного типа биоценоза, центром которого является занимающее место целинного культурное растительное сообщество» (с. 86—87).

Глава 3 «Симбиотическая азотфиксация и бобово-злаковые травостои». Авторы не без основания считают, что бобовые в травосмесях тундровой зоны не удерживаются, поэтому основным объектом их исследования были естественные травянистые фитоценозы с участием аборигенных бобовых (*Astragalus subpolaris, Hedysarum arcticum, Trifolium lupinaster, Vicia cracca, V. sepium, Lathyrus pratensis*), а также занесенных в эти районы клеверов (*Trifolium pratense, T. repens*), которые на дренированных и прогреваемых почвах склонов или на выровненных участках пойм могут быть достаточно обильны и формировать пятна — «микрогруппировки». Изучались четыре такие микрогруппировки — белоклеверная, луговоклеверная, копеечниковая и астрагаловая. Учеты проводились на площадках 25 × 25 см, однако, к сожалению, авторы не указывают ни размера этих микрогруппировок, ни доли, которую они занимают в сообществах, ни самих сообществ, в которых формируются пятна бобовых. Тем не менее данные о продуктивности этих пятен интересны: авторы указывают, что «...наибольшую надземную фитомассу на единицу площади формирует клевер луговой (245 г/м^2), затем копеечник арктический (192.3 г/м^2), а астрагал и клевер люпиновидный в 1.3—1.7 раза меньше (соответственно 148 и 112—145.6 г/м^2), чем два первых вида» (с. 99—100).

Анализировались азотный обмен этих видов, содержание общего, белкового, небелкового и нитратного азота в листьях, стеблях, соцветиях и корнях на разных фазах развития — от отрастания, бутонизации до плодоношения. Основная масса азота (до 51—64%) сосредоточена в листьях, где его содержание стабильно, и в генеративных органах, где этот показатель достигал максимума (20—25%) в период плодоношения. Во всех случаях бóльшая часть азота, естественно, была в белковой фракции. Наибольшей аккумуляцией азота отличались астрагал субарктический и копеечник арктический, которые накапливали азота в 2—2.5 раза больше, чем клевер.

Абсолютной новизной отличаются данные о симбиотической азотфиксации бобовых в российской Субарктике, причем авторы показывают, что у местных бобовых, хорошо адаптированных к суровым условиям, симбиотическая азотфиксация протекает активнее, чем у заносных клеверов. В целом же общая азотфиксация у бобовых в естественных травостоях не превышает 2—17 кг/га в год.

Приводятся также данные об опыте создания злаково-бобовых травосмесей для района Воркуты, где совместно высевали клевер белый и мятлик луговой. Условия почвы были улучшены за счет внесения 50 т/га навоза, 5 т/га извести и минеральных удобрений $N_{60}P_{60}K_{60}$. Нормы высева клевера и мятлика авторами, к сожалению, не приводятся. Тем не менее результат интересен: клевер белый активно формировал пятна (в этом случае приведен результат микрокартирования) и был достаточно устойчив. На 4-м году жизни его доля в урожае была 55, а на 8-м — 4—14% (в зависимости от режима удобрений). Кроме белоклеверно-мятликовой смеси, испытывались травосмеси клевера красного с лисохвостом луговым. Сказано также о посевах с клевером люпиновидным, астрагалом субарктическим, копеечником арктическим, но из текста совершенно неясно, были ли это чистые посевы или травосмеси, а если травосмеси, то с какими видами злаков. Указывается лишь, что на 7-й год жизни «...за счет внедрения злаков сформировались смешанные злаково-бобовые агроценозы. Среди злаков преобладал мятлик луговой. Общий урожай сухой массы составил 126—390 г/м^2. На долю бобовых компонентов приходилось от 10 до 54% фитомассы (по массе), что свидетельствует о формировании достаточно устойчивых бобово-злаковых агроценозов... Более половины (52—75%) белка в этих фитоценозах с единицы площади получали за счет бобовых компонентов» (с. 113). Бобовые благотворно влияли на почву, повышая содержание гумуса.

Глава 4 «Экологический принцип управления агрофитоценозами». Она носит обобщающий характер и состоит из 4 разделов («Изучение потенциала флоры северных регионов», «Конструирование высокопродуктивных агрофитоценозов», «Перспективы использования биологического азота», «Теоретические аспекты проблемы почвенного плодородия»). Приведены результаты испытания 21 вида местных растений (бобовых и злаков, а также *Rhodiola rosea*) в чистых посевах, результаты испытания трехъярусных ценозов, организованных на основе реализации принципа дифференциации экологических ниш из канареечника тростниковидного, лисохвоста лугового и регнерии волосистой, мятлика лугового. Опыт был заложен в 1986 г.; приведены результаты учетов состояния травостоя в 1988 и 1989 г. Изучались сплошной, полосной, рядковый и «шахматный» варианты высева. Ширина рядков 25 см, парцелл-клеток — 1 м^2. Однако не сказано, какие виды комбинировались в полосы и парцеллы. Вообще нечеткость описания использованных методик является наиболее уязвимым местом в этой книге.

Итоги опыта свелись к следующему: «Сравнивая разные способы размещения на 3-й год, можно отметить для лисохвоста большую продуктивность при парцеллярном и смешанном посевах, для канареечника — при полосном и рядковом, для мятлика наиболее низкая продуктивность наблюдалась при рядковом посеве. Видимо, при таком способе высева его угнетают более высокорослые злаки» (с. 128). Однако приведенные данные (табл. 38) не подвергнуты статистической обработке, поэтому рецензент полагает, что никаких преимуществ у сложных для технической реализации методов высева злаковых травосмесей по сравнению с контролем (обычный смешанный посев) практически нет, разности недостоверны. В целом методы высева с усложнением горизонтальной структуры травосмесей, видимо, все же более приемлемы не для злаковых, а для злаково-бобовых травосмесей, так как именно бобовые могут расти густыми пятнами, в которых злаки подавляются.

Перспективы перевода травосеяния на использование биологического азота рассмотрены в общем плане. В последнем разделе обсуждается вопрос о необходимости замыкания трофической цепи «земля—растение—животное—земля» за счет возвращения в почву навоза, критикуется примитивное агрохимическое мышление относительно почвенного плодородия и обосновывается «...необходимость учета в практике земледелия требования экологического и социально-экономического обоснования выбора агротехнологии, вообще типа культурного процесса преобразования естественных природных экосистем» (с. 140).

Нельзя не согласиться с авторами в основном выводе, который они формулируют в кратком «Заключении», завершающем монографию: «Таким образом, зональным типом сельскохозяйственного использования тундровой территории, сочетающим требования экологичности и экономической целесообразности, является залужение. Создание и функционирование многолетних агроценозов в тундре должны опираться на умелое сочетание биоценотического механизма и антропогенного регулирования... Устойчивость вторичных экосистем опирается на подбор местных (адаптированных к суровым условиям севера) видов трав» (с. 145). В то же время не следует чрезмерно расширять область экстраполяции полученных выводов, так как район, где проводились эксперименты, представляет собой один из вариантов тундры, причем наиболее теплый. В более суровых условиях азиатских тундр подобные рекомендации будут рискованными.

Несмотря на отмеченные недостатки, книга заслуживает высокой оценки.

Б. М. Миркин

Башкирский государственный университет
Уфа

Получено 26 VII 1991

УДК 019.941 : 002.01 : 582(038)

© Бот журн., 1992 г., т. 77, № 6

О рукописи Н. Н. Кадена «Этимологический словарь научных названий сосудистых растений, дикорастущих и разводимых в СССР»

V. N. TIKHOMIROV, S. A. SMIRNOVA. *(A REVIEW)*. ON THE MANUSCRIPT OF N. N. KADEN «THE ETHYMOLOGICAL DICTIONARY OF SCIENTIFIC NAMES OF WILD AND CULTIVATED IN THE USSR VASCULAR PLANTS»

Профессор Московского университета Н. Н. Каден в последние годы своей жизни работал над составлением «Этимологического словаря научных названий сосудистых растений, дикорастущих и разводимых в СССР». Этот грандиозный труд, по полноте своей и тщательности исполнения не имеющий аналогов не только в отечественной, но, пожалуй, и в мировой литературе, был им при помощи Н. Н. Терентьевой практически закончен. К сожалению, издать удалось только небольшую первую часть, содержащую названия растений, начинающиеся с буквы А,[1] да и то уже после кончины Н. Н. Кадена, последовавшей в 1976 г. Должным образом подготовить к печати и опубликовать труд в полном объеме пока не представляется возможным.

В настоящее время рукопись всего словаря разобрана и хранится в библиотеке кафедры высших растений биологического факультета Московского университета. Она доступна для использования специалистами, и мы обращаем на это внимание коллег.

Чтобы дать более полное представление о ценности словаря, укажем прежде всего на широту охвата материала. В нем содержатся названия и эпитеты: 1) дикорастущих растений бывшего СССР, а также всех ископаемых и не встречающихся в нашей стране таксонов, упоминаемых в 30 томах «Флоры СССР»; 2) дикорастущих растений, не вошедших во «Флору СССР», но перечисленных в сводках С. К. Черепанова (1967, 1972, 1973); 3) дикорастущих и интродуцированных деревьев и кустарников, описанных в 6-томнике «Деревья и кустарники СССР» (1949—1962); 4) декоративных растений открытого грунта; 5) тропических и субтропических растений, разводимых в оранжереях Главного ботанического сада и Ботанического института РАН. Кроме видовых названий, в работе содержатся комментарии к названиям таксонов в диапазоне от отдела до рода и эпитеты подразделений родов, видов, подвидов, разновидностей и форм, включая многочисленные синонимы.

Необыкновенная тщательность, всегда отличавшая Н. Н. Кадена, определила исключительно высокую информативную ценность словаря. Во вводном разделе к изданной первой части этого труда приведены все сведения, необходимые для пользования им, включая и грамматические особенности, облегчающие понимание названий, и перечень сокращений и условных обозначений и т. д. Это авторское введение составляет неотъемлемую часть всей рукописи.

Приведем примеры информации, которую можно извлечь, пользуясь словарем.

BROMELIACEÁE, árum f. plur. Бромелиевые (Juss. — fam.) — Bromélia ↑ + = áceae, унифицированный конечный элемент названий семейств *Bromeliales.*

Anisántha, ae f. («Неравноцветница»; C. Koch — *Poáceae*). От греч. ánisos — неравный и ánthos, eos — цветок. По различным цветкам в колоске: нижний — фертильный, следующий — тычиночный, остальные — стерильные. [Ссылки на источники].

---

[1] *Каден Н. Н., Терентьева Н. Н.* Этимологический словарь научных названий растений, дикорастущих и разводимых в СССР. Вып. 1. А. Изд-во Моск. гос. ун-та, 1979. 268 с.

argénteo-marginátus, a, um (*Bérberis*⁺, *Castánea*⁺, *Córnus*⁺, *Ilex*⁺, *Quércus*⁺, *Thelycrania*⁺) — серебристо-окаймленный. От лат. argénteus↓ — серебристый и marginátus — окаймленный (см.). По окраске листьев. [Ссылки на источники].

borysthénicus, a, um (*Achilléa,... Astrágalus,... Centauréa, Corispérmum, Cymbária* и т. д., всего перечислено 36 родовых названий, в которых встречаются виды с данным эпитетом) — днепровский. От греч. Borysthénēs = лат. Borýsthenes, is m. — Борисфен, ныне Днепр. Геогр.

Búcklándia, ae f. — Баклand (R. Br. ex Griff. — *Hamamelidaceae*). W. Búckland (1784—1856) — английский священник, автор работ по геологии.

Dáphne, es f. (Волчник; L. — *Thymelaeáceae*). Лат. транслитерация греч. Dáphnē — имени дочери Геи, которая убегала от преследовавшего ее Аполлона, была принята матерью и превращена в лавровое дерево (dáphnë). По сходству с лавром — листьями и плодами. [Ссылки на источники].

decálvans, gen. ántis (*Alchemilla*) — лысеющий. От лат. decálvo, áre — делать лысым. По опадению волосков.

Во многих случаях приводятся критические комментарии к толкованию названий и эпитетов.

Множить примеры — значило бы переписывать словарь. Наша задача только в том, чтобы привлечь внимание ботаников к этому ценнейшему источнику полезных знаний.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции / Под ред. С. Я. Соколова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949—1962. Т. 1—6. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР». Т. I—XXX. Л.: Наука, 1973. 618 с. — *Черепанов С. К.* Перечень новых таксонов флоры Советского Союза, действительно обнародованных в 1934—1966 гг. после выхода в свет «Флоры СССР» // Нов. сист. высш. раст. 1967 (1967). С. 7—142. — *Черепанов С. К.* Перечень названий новых таксонов «Флоры СССР» и новых номенклатурных комбинаций, недействительно обнародованных в 1934—1970 гг. после выхода в свет «Флоры СССР» // Нов. сист. высш. раст. 1972. Т. 9. С. 304—328.

В. Н. Тихомиров, С. А. Смирнова

Московский университет им. М. В. Ломоносова

Получено 31 I 1992

CONTENTS

Page
Baranova M. A. The epidermal structures and systematic position of the *Austrobaileyaceae* . . 1
Shrestha K. K., Kravtsova T. I. Seed coat anatomy and ultrasculpture in the genus *Cyananthus* (*Campanulaceae*) in relation to its systematics 18
Kurkin K. A. The ecological factors of differentiation of meadow vegetation 30

COMMUNICATIONS 43

Bisby F. A., Roskov Yu. R., Sytin A. K., Yakovlev G. P. The International Programme on Legume Database and Information Service, ILDIS 43
Kobakhidze L. A., Gachechiladze M. I., Maisaya I. I. The development of male generative sphere in the members of the genus *Setaria* (*Poaceae*) 48
Georgievsky A. B. The phase of gaps in the canopy of the primary spruce forests of southern taiga 52

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 63

Menitsky Yu. L. Synopsis of species of the family *Lamiaceae* (*Labiatae*) from the Caucasus. . 63
Budantsev A. L. Conspect of species of the genus *Nepeta* (*Lamiaceae*). The sections *Micranthae* and *Micronepeta* 78
Kotukhov Yu. A. The new species of the genus *Elymus* (*Poaceae*) from the Eastern Kazakhstan 88

FLORISTIC FINDINGS 94

Papchenkov V. G., Lisitsyna L. I. On floristic findings in the territories surrounding the Upper Volga river course 94

CHROMOSOME NUMBERS 99

Lomonosova M. N., Krasnikov A. A. Chromosome numbers in the members of the genus *Atriplex* (*Chenopodiaceae*) 99

OBITUARIES 101

Volotovsky K. A., Utkin A. I., Yurtsev B. A. Lyudmila Nikolaevna Tyulina (29 X 1897—25 XII 1991) 101

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 103

Vasilchenko I. T. (*A review*). The flora of Iran. N 168. 1991 103
Mirkin B. M. (*A review*). The ecological principles of productivity management in agrophytocoenoses of the East European tundra. 1991 104
Tikhomirov V. N., Smirnova S. A. (*A review*). On the manuscript of N. N. Kaden «The ethymological dictionary of scientific names of wild and cultivated in the USSR vascular plants» . . . 108

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Баранова М. А. Эпидермальные структуры и систематическое положение *Austrobaileyaceae* 1

Шрестха К. К., Кравцова Т. И. Анатомия и ультраскульптура семенной кожуры в роде *Cyananthus* (*Campanulaceae*) в связи с его систематикой 18

Куркин К. А. Экологические факторы дифференциации луговой растительности . . . 30

СООБЩЕНИЯ 43

Бисби Ф. А., Росков Ю. Р., Сытин А. К., Яковлев Г. П. Международная программа создания базы данных и информационной службы по бобовым — ILDIS 43

Кобахидзе Л. А., Гачечиладзе М. И., Маисая И. И. Развитие мужской генеративной сферы у представителей рода *Setaria* (*Poaceae* 48

Георгиевский А. Б. Фаза окон в коренных еловых лесах южной тайги 52

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 63

Меницкий Ю. Л. Конспект видов семейства *Lamiaceae* (*Labiatae*) флоры Кавказа . . . 63

Буданцев А. Л. Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секции *Micranthae* и *Micronepeta* 78

Котухов Ю. А. Новые виды рода *Elymus* (*Poaceae*) из Восточного Казахстана 88

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 94

Папченков В. Г., Лисицына Л. И. О флористических находках в Верхнем Поволжье . 94

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 99

Ломоносова М. Н., Красников А. А. Числа хромосом представителей рода *Atriplex* (*Chenopodiaceae*) 99

ПОТЕРИ НАУКИ 101

Волотовский К. А., Уткин А. И., Юрцев Б. А. Людмила Николаевна Тюлина (29 X 1897—25 XII 1991) 101

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 103

Васильченко И. Т. (*Рецензия*). Флора Ирана. № 168. 1991 103

Миркин Б. М. (*Рецензия*). Экологические основы управления продуктивностью агрофитоценозов Восточно-Европейской тундры. 1991 104

Тихомиров В. Н., Смирнова С. А. (*Рецензия*). О рукописи Н. Н. Кадена «Этимологический словарь научных названий сосудистых растений, дикорастущих и разводимых в СССР» 108

ВНИМАНИЮ

РУКОВОДИТЕЛЕЙ ПРЕДПРИЯТИЙ, ОРГАНИЗАЦИЙ И КООПЕРАТИВОВ

Ботанический журнал публикует платные рекламные объявления и информации по заказам государственных и общественных предприятий, организаций, кооперативов, частных лиц.

В случае необходимости редакция может заключить с Вами договор на периодическую публикацию Вашей рекламы или информации.

Для оформления заказа Вам необходимо направить гарантийное письмо за подписью руководителя и главного бухгалтера, где указать свои почтовые и банковские реквизиты, и текст самой информации по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, д. 1. Редакция Ботанического журнала.

Справки по телефону: 350-72-49.

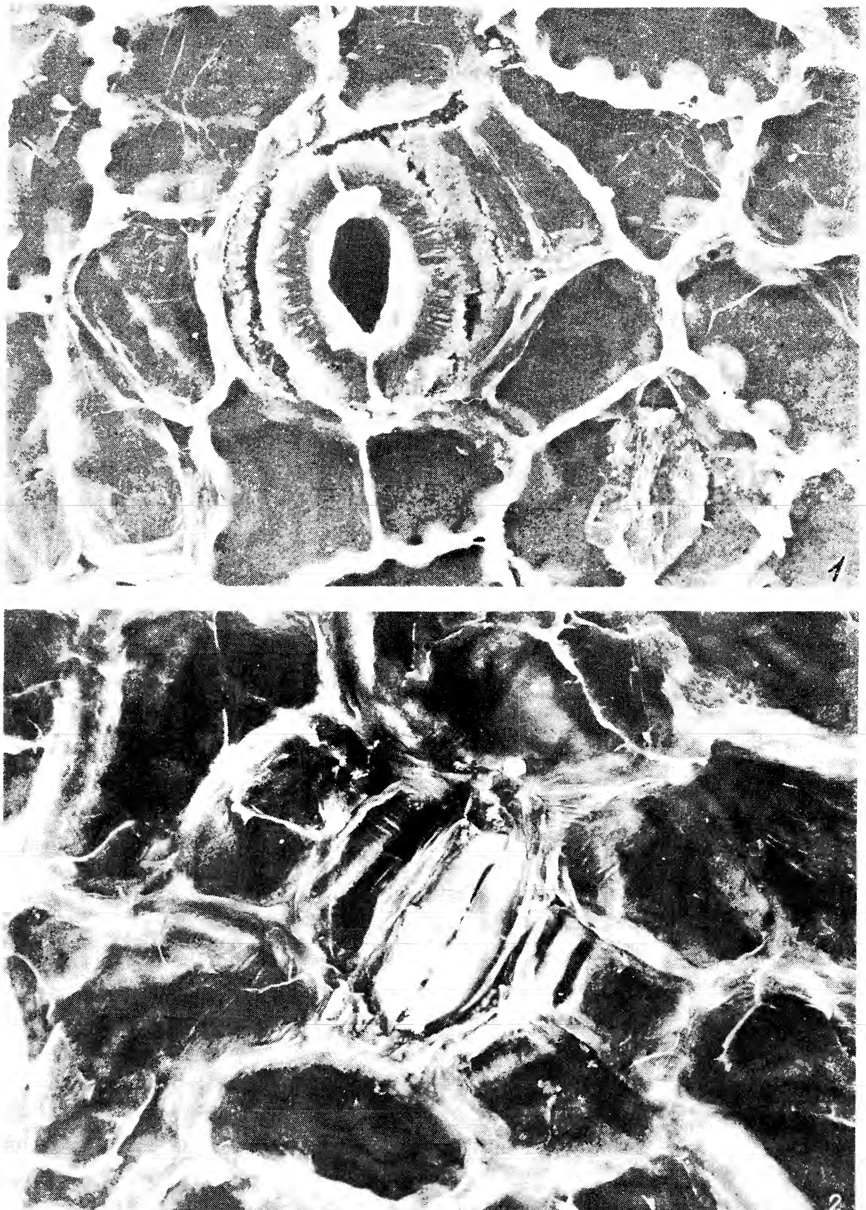


Таблица I. Внутренняя поверхность кутикулярной мембраны. (СЭМ).

Латероцитный устьичный аппарат: *1* — *Austrobaileya scandens* (×600); *2* — *Schisandra propinqua* (×860).

К с. 4

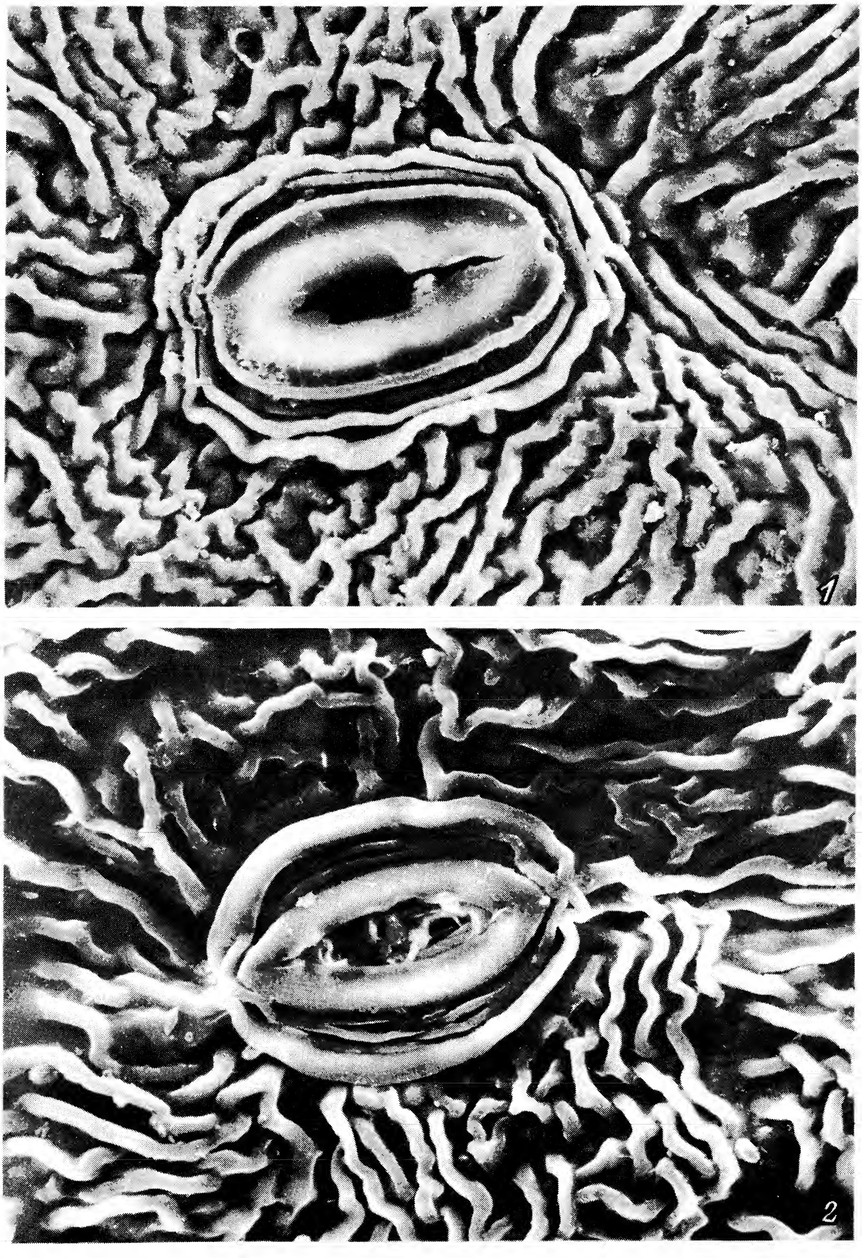


Таблица II. Внешняя поверхность кутикулярной мембраны (×860, СЭМ).

Устьица *Austrobaileya scandens* (*1*) и *Schisandra propinqua* (*2*) с хорошо развитым внешним устьичным выступом концентрическими бороздами на замыкающих клетках и перистоматическим кольцом.

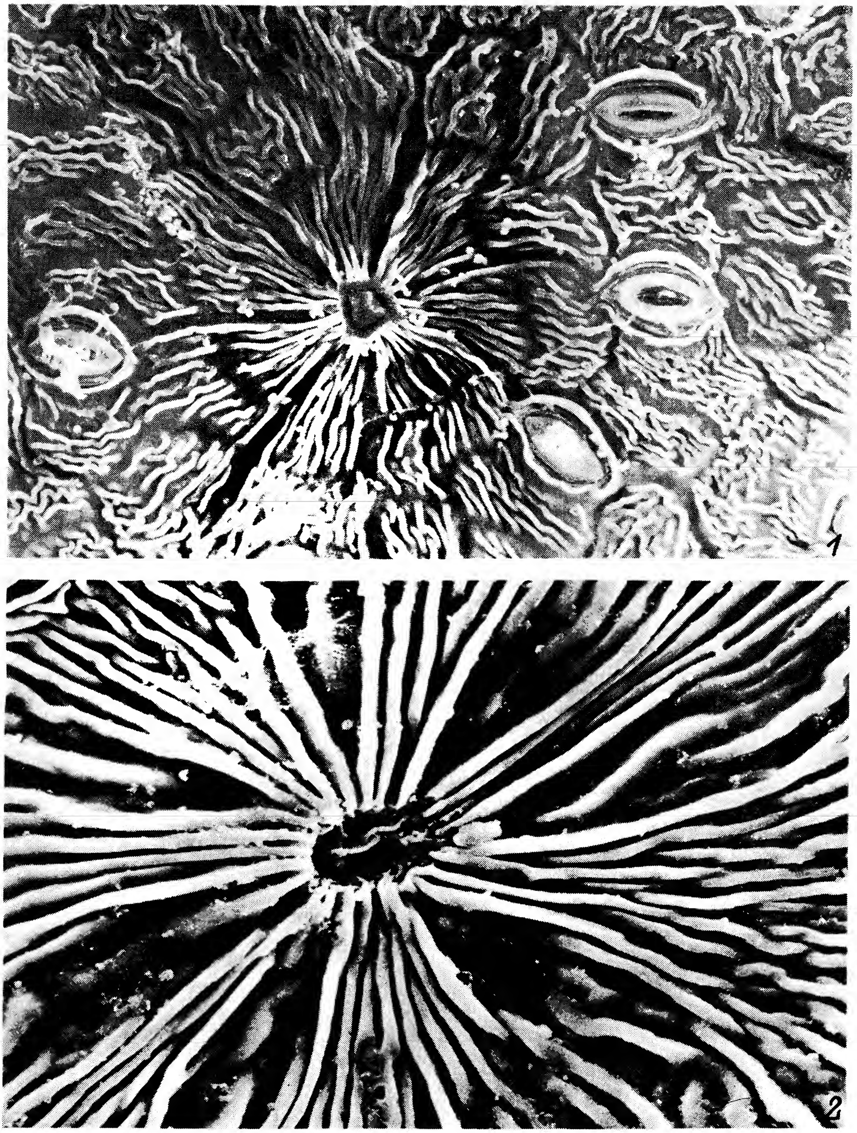


Таблица III. Радиально-бороздчатая секреторная клетка (СЭМ).
1 — Schisandra propinqua (×300); *2 — Austrobaileya scandens* (×700).

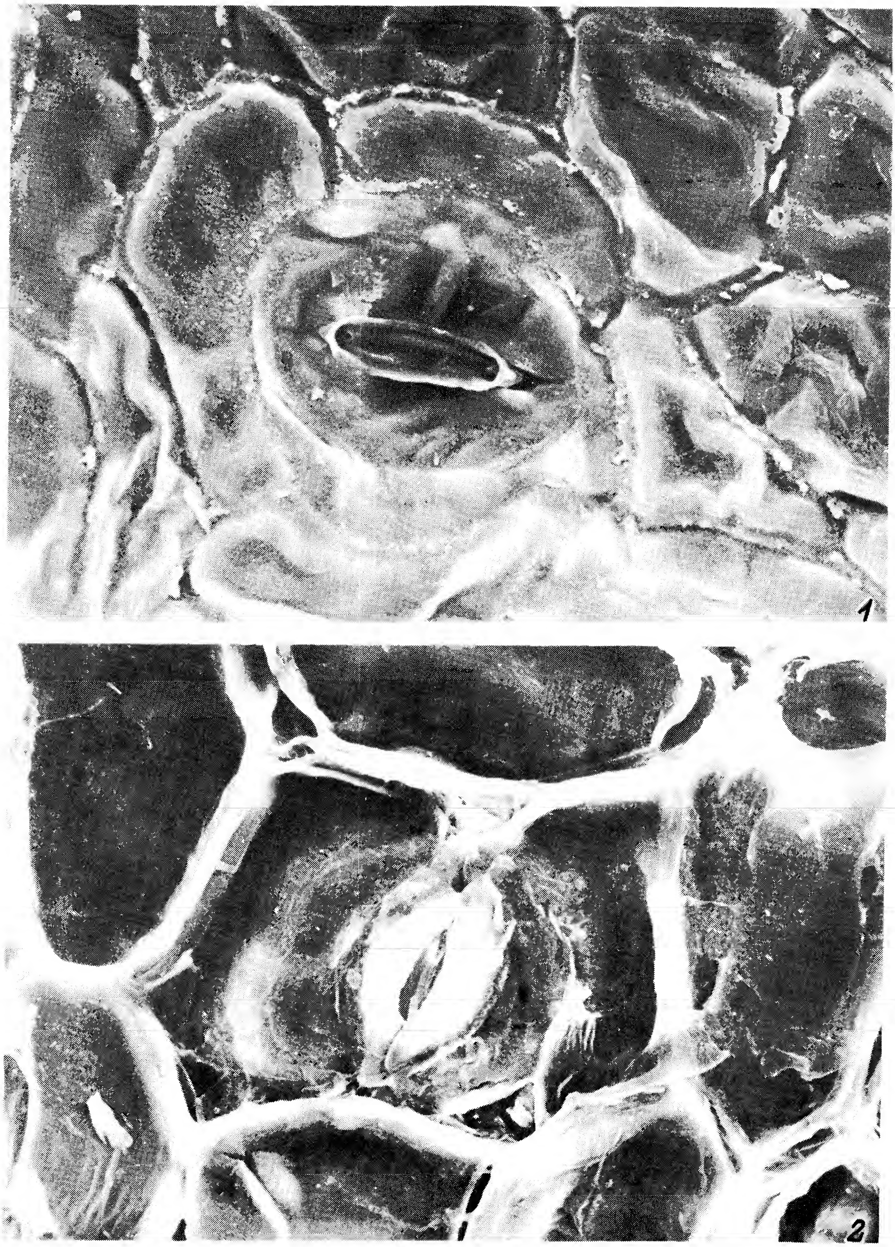


Таблица IV (СЭМ).

1 — не полностью энциклоцитный устьичный аппарат *Palmeria* sp. (×940); *2* — парацитный устьичный аппарат *Molline* *engleriana* (×1200).

К ст. К. К. Шрестха, Т. И. Кравцовой, с. 20

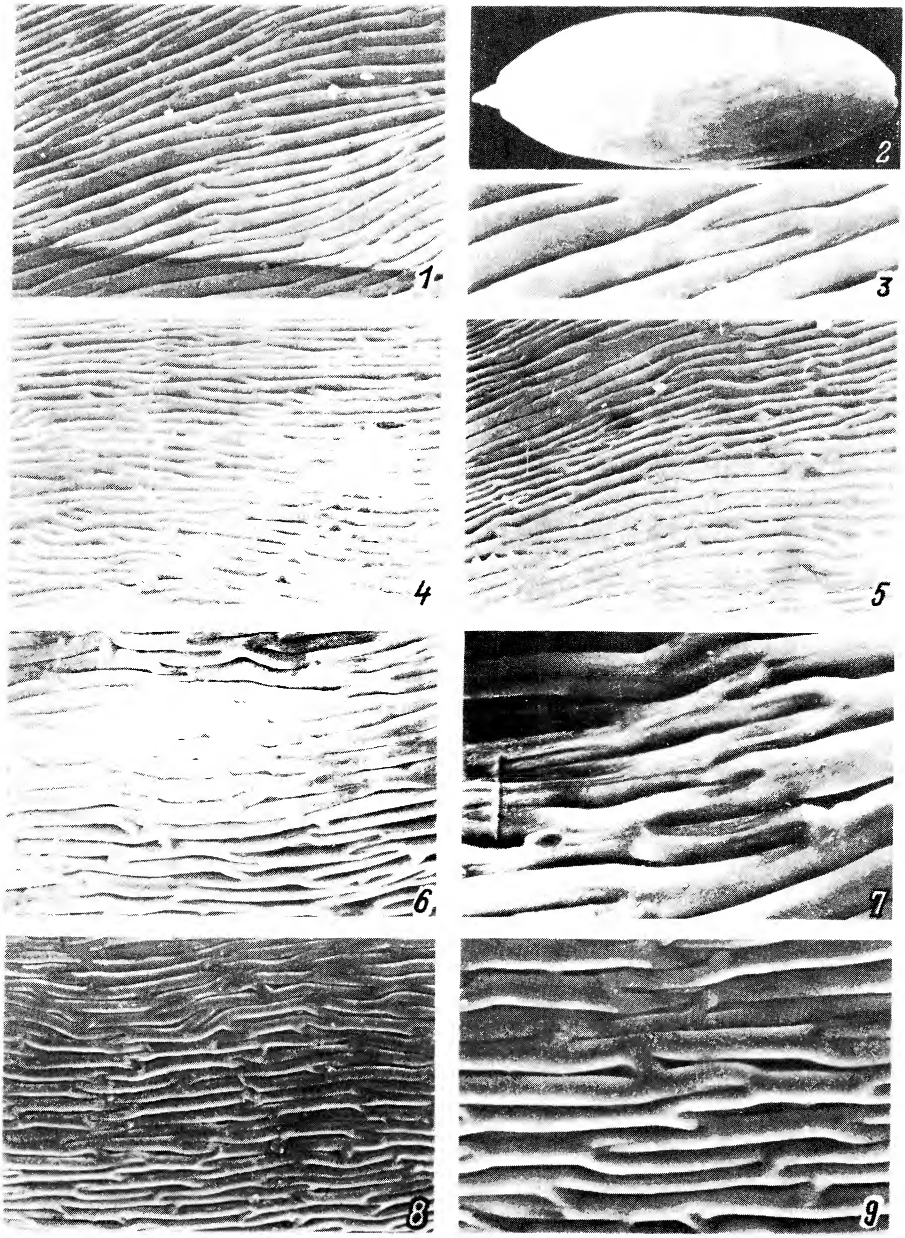


Таблица I. Семя и ультраскульптура поверхности семенной кожуры у видов рода *Cyananthus*. Секция *Cyananthus* (СЭМ).

1—3 — *C. lobatus*; *4* — *C. integer*; *5* — *C. microphyllus*; *6*, *7* — *C. pedunculatus*; *8*, *9* — *C. sherriffii*. *1*, *4*, *5*, *6*, *8* — ×325; *2* — ×30; *3*, *7*, *9* — ×810.

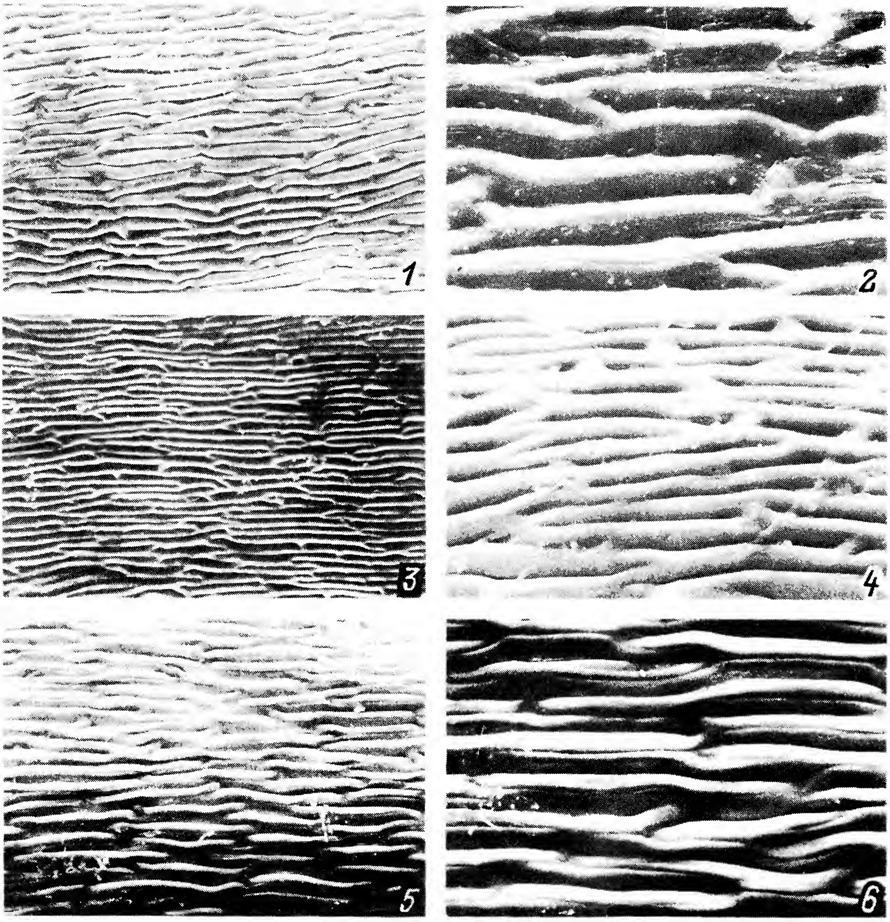
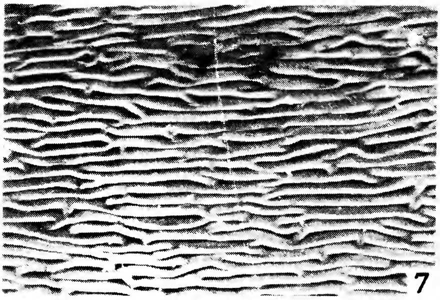
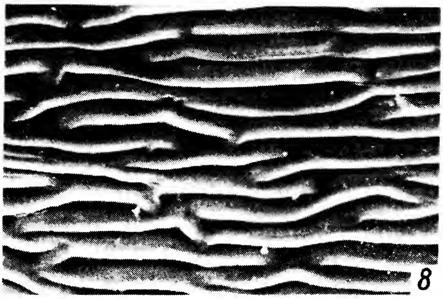


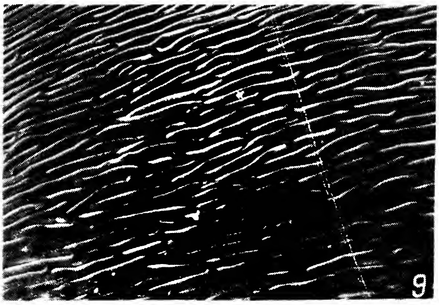
Таблица II. Ультраскульптура поверхности семенной кожуры у видов рода *Cyananthus*. Секция *Stenolobi*.

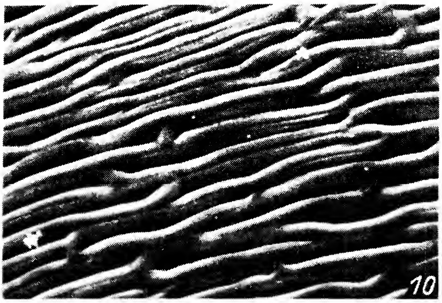
1 — *C. incanus*; *2* — *C. leiocalyx*; *3*, *4* — *C. delavayi*; *5*, *6* — *C. flavus*; *7*, *8* — *C. spathulifolius*; *9*, *10* — *C. macrocalyx*; *11*, *12* — *C. formosus*; *13*, *14* — *C. longiflorus*. *1*, *3*, *5*, *7* — ×325; *2*, *4*, *6*, *8* — ×810.

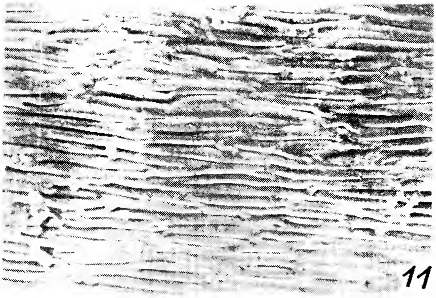
К с. 20

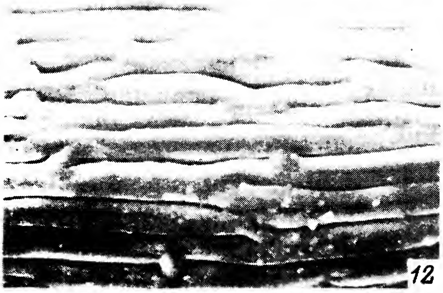

7

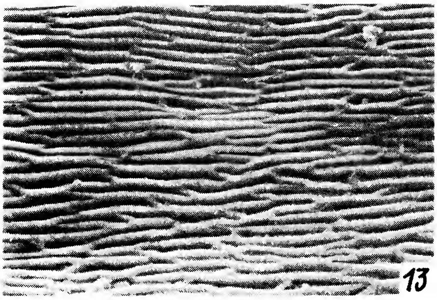

8


9


10


11


12


13

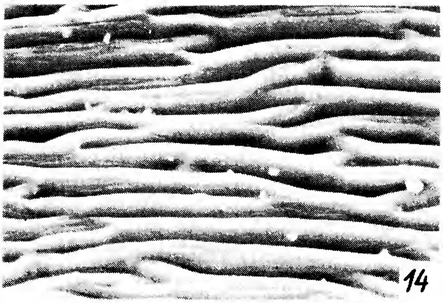

14

Таблица II (*продолжение*).

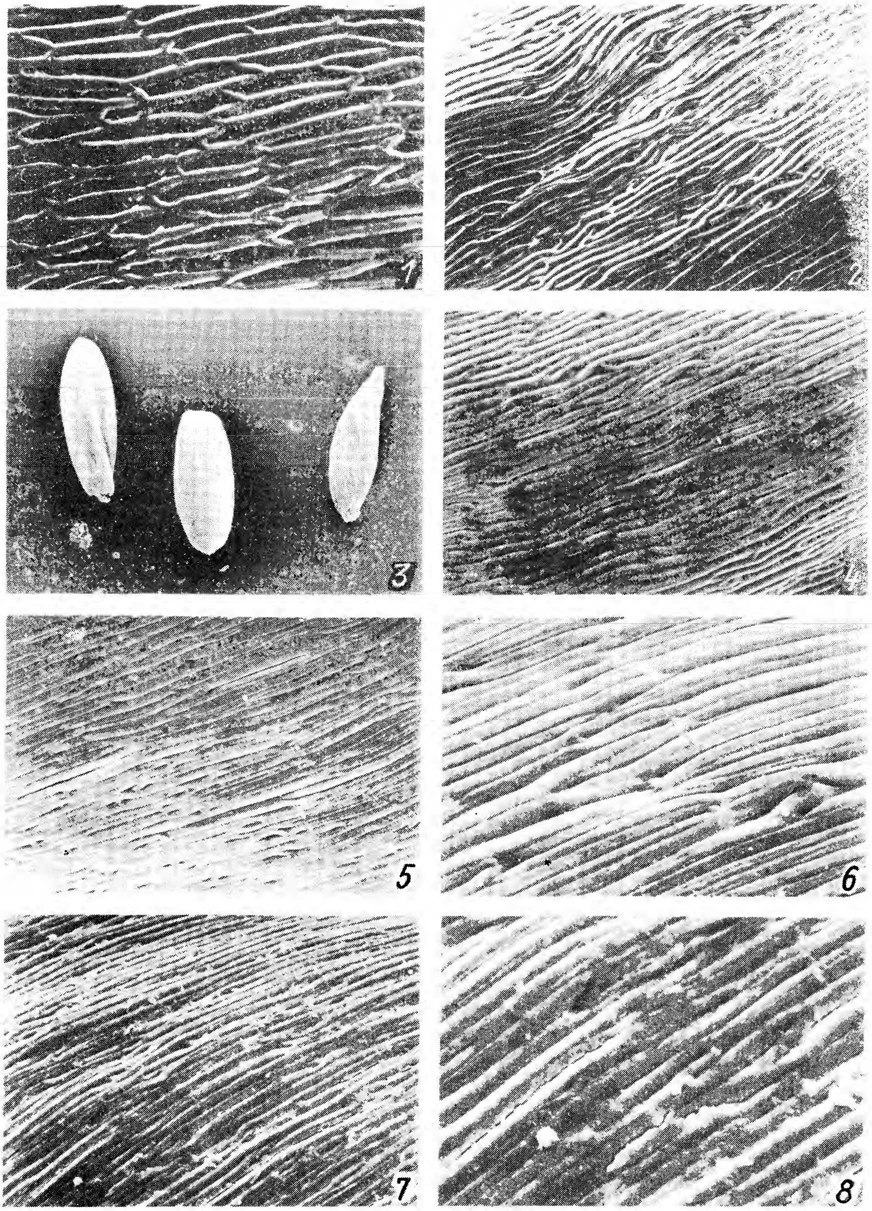


Таблица III. Семя и ультраскульптура поверхности семенной кожуры у видов рода *Cyananthus* Секция *Annui*.

1, 2 — *C. inflatus*; *3, 4* — *C. fasciculatus*; *5, 6* — *C. lichiangensis*; *7, 8* — *C. hookeri*. *1, 2, 4, 5, 7* — ×325; *3* — ×30
6, 8 — ×810.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1992. Т. 77. № 6. 1—112.